THÈSE DE DOCTORAT
ÈS
SCIENCES NATURELLES

présentée
A L'UNIVERSITÉ PARIS VI

par
Madame Jacqueline GAUMONT

pour obtenir
LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

L'APPAREIL DIGESTIF DES LARVES DE PLANIPENNES

Soutenue le 27 Mars 1973, devant la Commission d'Examen :

M. P. P. GRASSÉ Président d'honneur
M. B. POSSOMPÈS Président
M. J. BERGERARD Examinateur
M. P. PESSON Examinateur

THÈSE DE DOCTORAT
ÈS
SCIENCES NATURELLES

présentée
A L'UNIVERSITÉ PARIS VI

par
Madame Jacqueline GAUMONT

pour obtenir
LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

L'APPAREIL DIGESTIF DES LARVES DE PLANIPENNES

Soutenue le 27 Mars 1973, devant la Commission d'Examen :

M. P. P. GRASSÉ	Président d'honneur
M. B. POSSOMPÈS	Président
M. J. BERGERARD	Examinateur
M. P. PESSON	Examinateur

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

A V A N T - P R O P O S

Ce travail a été réalisé au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de REIMS sous la direction de mon mari le Professeur Robert GAUMONT qui m'a affectueusement aidée et guidée dans mes recherches. J'espère que ce mémoire est digne de figurer aux côtés des travaux qui, depuis deux générations, ont rendu célèbre dans le domaine de l'Entomologie le nom que je porte aujourd'hui.

Il m'est agréable de remercier ici tous ceux qui m'ont aidée dans la réalisation de cette Thèse.

J'exprime tout d'abord ma respectueuse gratitude à Monsieur le Professeur P.P. GRASSÉ, Membre de l'Institut qui s'est toujours intéressé à mes recherches et a bien voulu présenter mes notes préliminaires et qui me fait l'honneur de présider mon Jury de Thèse.

J'assure de ma profonde reconnaissance Monsieur le Professeur POSSOMPÈS qui a accepté de parrainer cette thèse à la Faculté des Sciences de PARIS et qui a bien voulu présider la Commission d'Examen et se charger du rapport.

Je prie également Monsieur le Professeur J. BERGERARD et Monsieur le Professeur P. PESSON qui ont bien voulu participer au Jury d'accepter mes très sincères remerciements.

Monsieur le Professeur R. SELLIER nous a réservé le plus chaleureux accueil au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de NANTES et a bien voulu mettre à notre

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544710_0002

disposition son microscope électronique à balayage ; grâce à lui, j'ai pu contrôler et préciser certains détails difficilement décelables en microscopie ordinaire, et le mémoire s'est enrichi d'une riche illustration photographique. Je le prie de bien vouloir accepter mes bien sincères et amicaux remerciements.

Enfin, j'ai trouvé chez nos collaborateurs techniques de la Faculté des Sciences de REIMS l'aide la plus précieuse et la plus efficace. Je tiens à les assurer de mon amicale gratitude : mes remerciements vont plus spécialement à Madame SARRIEU qui s'est chargé de la dactylographie, à Monsieur MARTINAUD dont l'aide constante m'a si souvent soulagée dans les tâches les plus diverses, à Madame IGLESIAS qui a tiré les photographies et enfin à Monsieur FLEISCHAKER qui a bien voulu assurer seul le travail considérable que constitue le tirage mécanographique de tout le mémoire.

S O M M A I R E

Pages

INTRODUCTION

A. - PRINCIPALES ESPECES ETUDIEES 2

B. - CARACTERES GENERAUX DE L'APPAREIL DIGESTIF DES LARVES DE PLANIPENNES 9

P R E M I E R E P A R T I E

CHAPITRE I : LES PIECES BUCCALES ET LES GLANDES SALIVAIRES 15

1°/ - ORIENTATION DE LA TETE 15

2°/ - LES STYLETS MAXILLO-MANDIBULAIRES 21

A - Variation de forme des stylets chez les différentes espèces. 22

B - Les coaptations maxillo-mandibulaires : 27

a) - Le système latéro-interne 28

b) - Le système latéro-externe 28

C - La glande à venin et le canal venimeux 43

D - Les muscles maxillaires - leur rôle. 45

3°/ - LE LABIUM 47

4°/ - LES GLANDES SALIVAIRES : 50

A - Les glandes maxillo-mandibulaires 52

B - Les glandes labiales ou glandes salivaires proprement dites. 54

S O M M A I R E

Pages

INTRODUCTION

A. - PRINCIPALES ESPECES ETUDIEES 4

B. - CARACTERES GENERAUX DE L'APPAREIL DIGESTIF DES LARVES DE PLANIPENNES 9

P R E M I E R E - P A R T I E

CHAPITRE I : LES PIECES BUCCALES ET LES GLANDES SALIVAIRES 15

1°) - ORIENTATION DE LA TETE 15

2°) - LES STYLETS MAXILLO-MANDIBULAIRES 21

A - Variations de forme des stylets chez les différentes espèces. 22

B - Les coupes : maxille-mandibulaires : 27

a) - Le système labro-hypopharynx 28

b) - Le système labro-palpe 29

c - La glande à venin et le canal venimeux 31

D - Les muscles mandibulaires - leur rôle. 35

3°) - LE LABIUM 47

4°) - LES GLANDES SALIVAIRES : 50

A - Les glandes maxillo-mandibulaires 52

B - Les glandes labiales ou glandes salivaires proprement dites. 54

Pages

CHAPITRE II : LA REGION PHARYNGIENNE - LE CIBARIUM ET LA POMPE ALIMENTAIRE 55

1°/ - GENERALITES - POSITION DU GANGLION FRONTAL 55
2°/ - LE CIBARIUM ET LA POMPE ALIMENTAIRE : 57
A - Les divers aspects du Cibarium 57
B - La constitution du Cibarium : épipharynx et hypopharynx 60
C - La pompe alimentaire 64
3°/ - LA COAPTATION PREBUCCALE 67
A - Description 67
B - Fonctionnement 77
a) - Ouverture et fermeture de la coaptation 77
b) - Rôle du salivarium 79
c) - Rôle des muscles s'insérant au voisinage de la coaptation 79
4°/ - LE PHARYNX PROPREMENT DIT 82
5°/ - LE MECANISME DE LA SUCCION 84

D E U X I E M E P A R T I E

CHAPITRE III : L'INTESTIN POSTERIEUR ET LES TUBES DE MALPIGHI 87

1°/ - GENERALITES 87
2°/ - ANATOMIE DU TUBE DIGESTIF POSTERIEUR ET DES TUBES DE MALPIGHI DES DIFFERENTES ESPECES 89
A - Myrmeleon formicarius 89
B - Chrysopa carnea 93
C - Drepanopteryx phalenoïdes 94
D - Osmylus chrysops 96
E - Sisyra fuscata 99
F - Neurorthus fallax 102

Pages

3°/ - LE CRYPTONEPHRIDISME ET SES VARIATIONS EN FONCTION DE L'ECOLOGIE DE L'INSECTE 104

A - Variations en fonction de l'écologie de l'insecte 105

a) - Etude de l'humidité du milieu de chacune des espèces étudiées. 106

b) - Le nombre total des tubes de Malpighi chez les différentes espèces 107

c) - Le nombre de tubes libres et cryptonéphridiés 107

d) - Evaluation de l'importance de l'activité des tubes cryptonéphridiés chez les différentes espèces 113

B - Fonctionnement du Cryptonéphridisme 114

4°/ - FONCTION SERICIGENE DES TUBES DE MALPIGHI 118

RESUME ET CONCLUSION 128

BIBLIOGRAPHIE 141

LEGENDES DES PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES 148

I N T R O D U C T I O N

Les Planipennes (comme les autres Névroptéroïdes) sont généralement considérés comme les plus primitifs des Holométaboles. Leurs pièces buccales broyeuses, leurs quatre ailes transparentes, indépendantes les unes des autres et pourvues d'une nervation primitive composée de grandes nervures reliées par des rameaux transverses délimitant de nombreuses cellules, sont considérées comme autant de caractères archaïques. La taille des adultes est extrêmement variable : elle va de quelques millimètres chez les Coniopterygidés, à 7 ou 8 centimètres chez certains Fourmilions. Il en va de même pour leur coloration qui reste souvent terne mais prend une belle couleur vert pâle chez les Chrysopes tandis que les Ascalaphes des pays méditerranéens ont de belles ailes jaunes tachées de noir. Cependant leur aspect général est extrêmement uniforme (à l'exception de Mantispa qui a l'aspect d'une Mante religieuse et de Drepanopteryx qui ressemble curieusement à une feuille morte légèrement abimée sur les bords), de telle sorte que les Planipennes forment un ordre d'une homogénéité certaine.

Les larves de Planipennes sont encore plus remarquables que les adultes ; ce sont des larves mobiles de type campodéiforme, toujours prédatrices, dont les pièces buccales souvent puissantes sont adaptées pour la chasse et la capture des proies. Certains de leurs caractères morphologiques ou anatomiques sont constants chez toutes les espèces : les mandibules et les maxilles sont creusées en demi-gouttières étroitement coaptées pour former le canal alimentaire, la bouche est fermée dans sa partie médiane et ne s'ouvre plus que par des orifices latéraux en relation avec les pièces buccales ; l'intestin moyen toujours clos ne s'ouvre qu'à la métamorphose ; les tubes de Malpighi servent à la sécrétion de la soie qui constitue le cocon de nymphose. D'autres caractères au contraire présentent chez les diverses espèces d'importantes variations qui sont en relation étroite avec la nature des proies, la prise de nourriture ou l'humi-

dité du milieu ambiant. Ce sont ces dernières adaptations que nous nous proposons d'analyser au cours de cette étude.

Ainsi par son but même, notre travail se place-t-il à l'opposé des mémoires de morphologie et d'anatomie qui ont été précédemment consacrés aux larves de Planipennes, et au premier rang desquels on doit placer le mémoire de A. ROUSSET consacré principalement à la tête des Coniopterygidés et des Chrysopidés et celui de H. WUNDT consacré à l'OSMYLE. Ces auteurs en effet (et bien d'autres) ont recherché avant tout les caractères les plus primitifs des larves de Planipennes. Ils ont surtout porté leurs efforts sur la compréhension de la morphologie céphalique et ont choisi de préférence les espèces les moins spécialisées (Coniopterygidés, Chrysopidés). C'est ainsi que A. ROUSSET pouvait écrire : "des observations... nous laissent supposer que la larve de Sisyra ne serait probablement pas d'un grand secours en anatomie comparée car la spécialisation de son mode de vie.... a entraîné des modifications importantes". Ce sont justement ces modifications et ces adaptations qui ont retenu notre attention. Aussi les travaux des auteurs antérieurs nous ont été d'un grand secours dans l'étude de la morphologie céphalique de ces insectes car ils nous ont permis d'évaluer ces adaptations en les comparant aux dispositifs les plus primitifs précédemment étudiés.

L'anatomie du tube digestif postérieur, au contraire n'a presque jamais été étudiée. Seul, LOZINSKI a décrit les tubes de Malpighi de la larve du fourmilion mais à l'exception de ce mémoire aujourd'hui classique, aucune autre étude d'ensemble du cryptonéphridisme des larves de Planipennes n'a jamais été publiée avant nos premières notes préliminaires à ce mémoire.

A. - PRINCIPALES ESPECES ETUDIEES

Nous avons tout d'abord écarté de notre étude les larves de Coniopterygidés considérées comme archaïques dont la tête et les pièces buccales ont fait l'objet du beau travail de A. ROUSSET. Nous nous sommes attaché à l'étude de représentants des diverses familles réparties dans les diffé-

rents sous-ordres présentant des adaptations plus marquées à un milieu particulier ou à une nourriture spécialisée (Tableau I).

TABLEAU I

CLASSIFICATION DES PLANIPENNES

S.O. Ithonidea	- Ithonidés		
S.O. Coniopterygoïdea	- Coniopterygidés		
S.O. Hemerobiïdea	- Chrysopidés	⟶	ex. Chrysopa
	Hemerobiidés	⟶	ex. Drepanopteryx
S.O. Myrmeleonidea	- Myrmeleonidés	⟶	ex. Myrmeleon
	Ascalaphidés		
	Nemopteridés		
S.O. Osmyloïdea	- Dilaridés		
	Mantispidés		
	Osmylidés	⟶	ex. Osmylus
	Neurorthidés	⟶	ex. Neurorthus
	Sisyridés	⟶	ex. Sisyra

- La larve de Fourmilion (Myrmeleon formicarius Myrmeleonidés) fig. 1 vit dans le sable meuble au sein duquel elle creuse l'entonnoir bien connu qui lui sert de piège. Elle est armée pour capturer des proies vigoureuses qui se débattent, mais elle a une nourriture très variée. Elle a une grande résistance au jeûne et son développement est très lent dans la nature. Enfin elle vit dans un milieu particulièrement sec et aride. L'espèce est très largement répandue en France et nous l'avons capturée dans diverses forêts sableuses sous les surplombs des talus protégés de la pluie (forêt d'Orléans, forêt de la Coubre près de Royan).

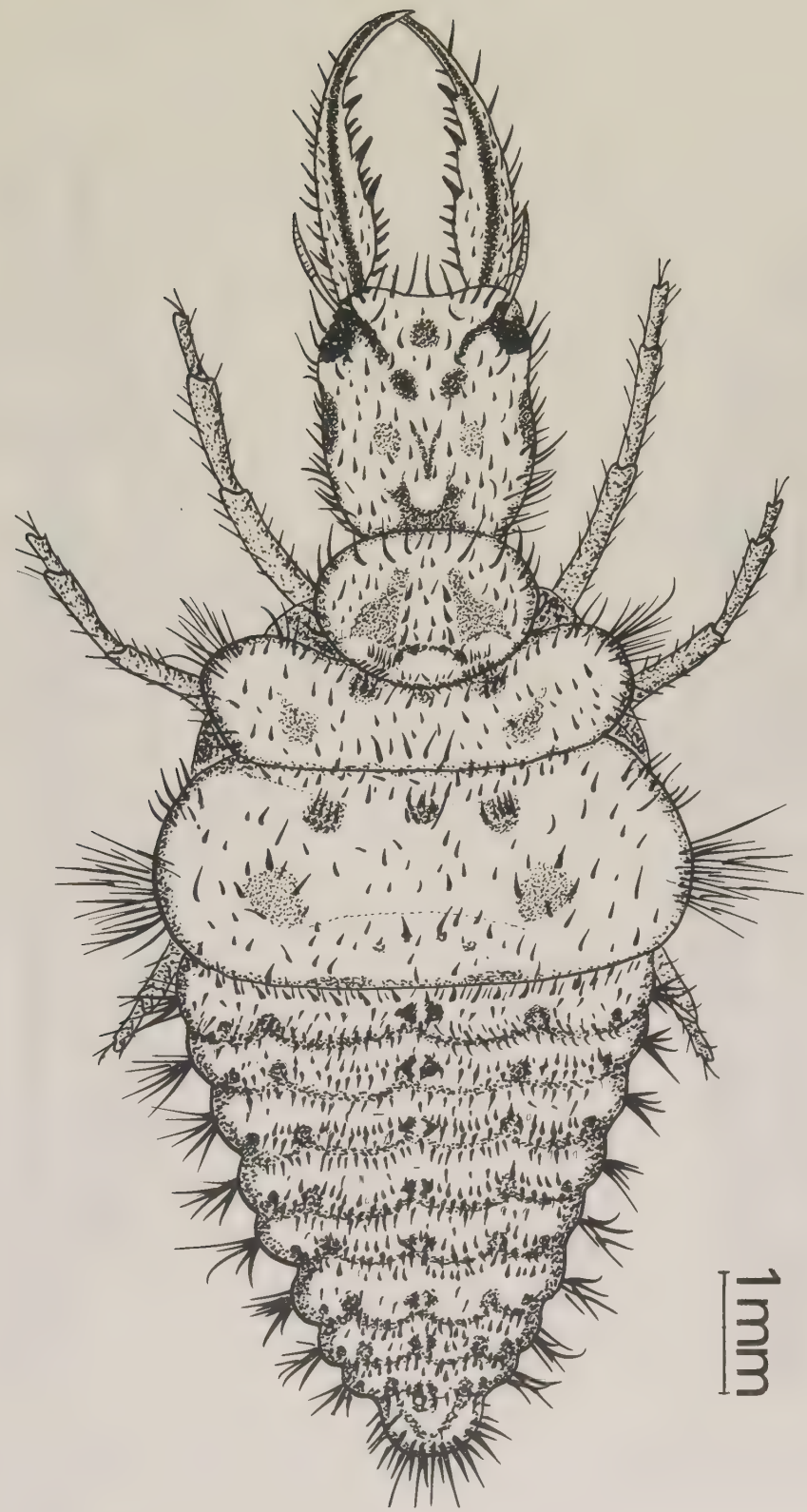
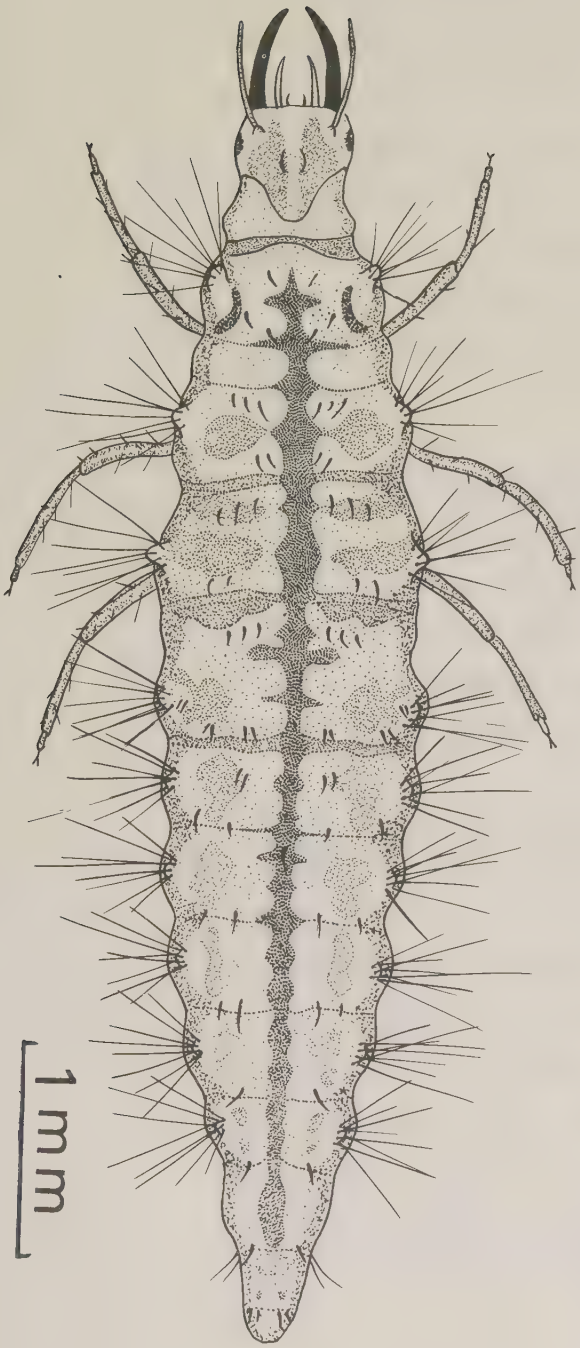
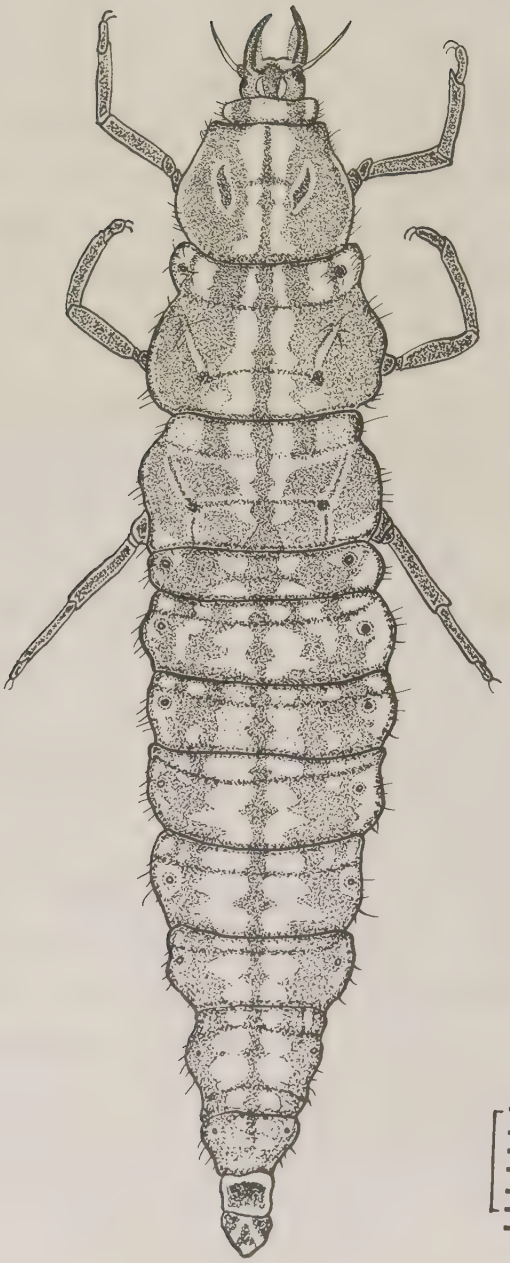


FIGURE 1. - Myrmeleon formicarius : morphologie externe de la larve.



Chrysopa



Drepanopteryx

FIGURE 2. - Types de larves prédatrices de Pucerons.

- à gauche : larve de Chrysopa carnea
- à droite : larve de Drepanopteryx phalaenoïdes

- La larve de Chrysope (Chrysopa carnea Chrysopidés, fig. 2) capture des proies sans défense et vit avant tout parmi les populations de Pucerons (Aphides) qu'elle décime. Sa nourriture est donc assez riche en eau et elle vit sur les feuilles des végétaux les plus divers dont la transpiration assure un milieu extérieur présentant une humidité relative assez élevée (60 % H.R.). Les Chrysopes se trouvent partout en France et présentent parfois plusieurs générations annuelles. Nous avons obtenu des larves par capture des femelles fécondées dans la nature et élevage de leur descendance en boîte de Pétri. Nos élevages ont généralement été réalisés dans le Gâtinais (Loiret) à Chalette-sur-Loing et à Barville.

- La larve de Drepanopteryx phalenoïdes (Hémerobiidés, fig. 2) ressemble beaucoup à celle des Chrysopes. Elle a le même aspect général mais atteint une taille beaucoup plus grande. Elle consomme donc un nombre considérable de Pucerons, mais c'est un insecte peu commun, et nous ne l'avons capturée que rarement dans le Loiret (Barville en Gâtinais) et dans la Marne (Reims).

- La larve d'Osmyle (Osmylus chrysops-Osmylidés, fig. 3) est un curieux insecte qui vit au bord des ruisseaux mais qui n'est, pour autant, jamais aquatique et qui se noie facilement. On la trouve sous les pierres éparses sur les petites plages de sable humide qui bordent les ruisseaux à cours rapide ou les petits torrents. Cette espèce n'est pas des plus communes mais nous avons pu en localiser une station dans le Loiret près de Ferrières sur les bords de la Cléry auprès d'un antique pont et d'une chute d'eau au lieu-dit le "Gril de Corbelin". Encore ne trouve-t-on cet insecte facilement en abondance que pendant une très courte période de l'année, à la fin du développement larvaire, dans la seconde quinzaine d'Août.

- La larve de Sisyre (Sisyra fuscata - Sisyridés, fig. 3) est exclusivement aquatique et vit en association constante avec les éponges d'eau douce (Spongilla et Ephydatia Spongillidés) qui lui servent de nourriture et dont les canaux lui fournissent un abri. Cette larve hautement spécialisée

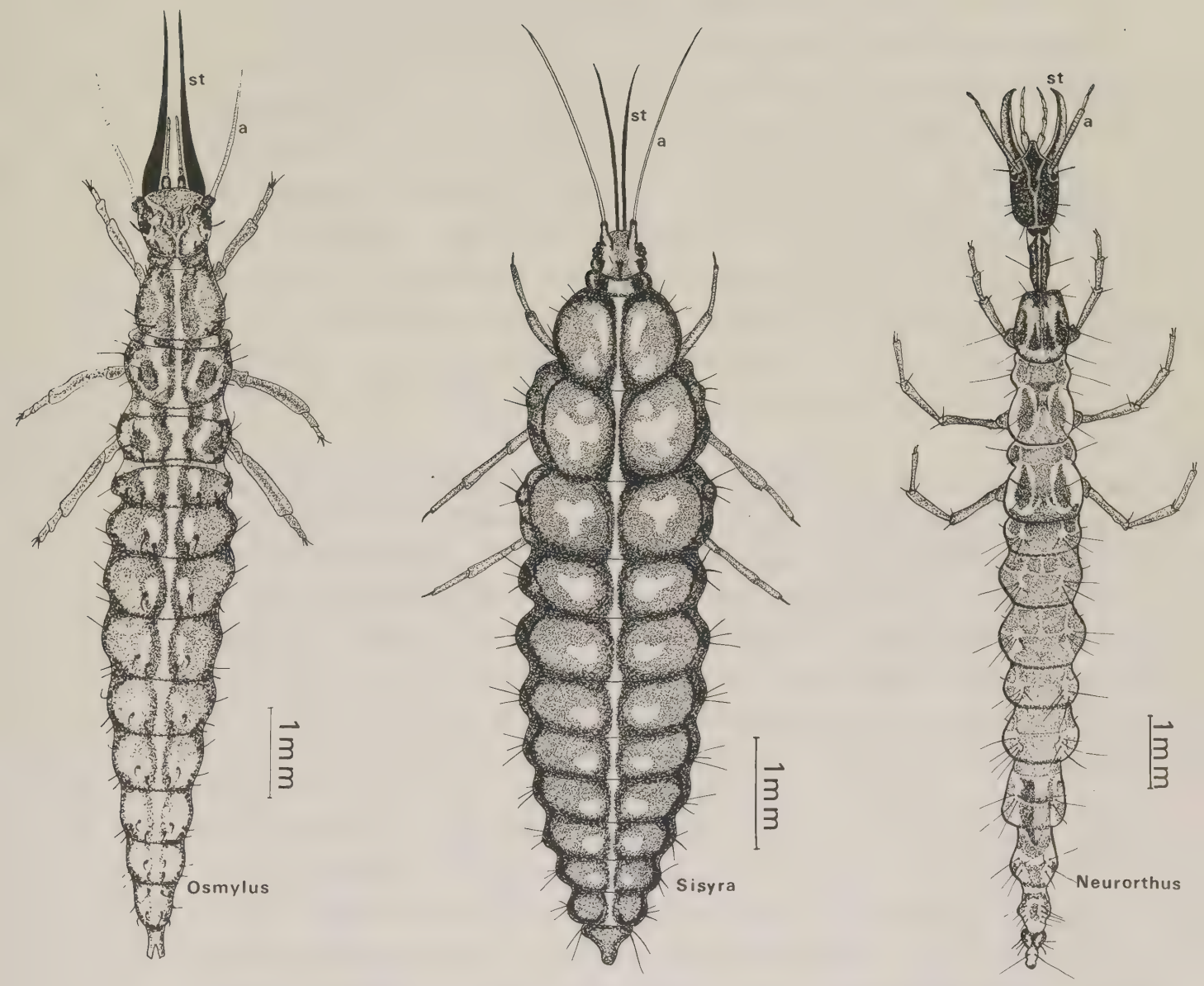


FIGURE 3. - Types de larves de Planipennes liées au milieu aquatique.
- à gauche : larve d'Osmylus chrysops vivant au bord des ruisseaux.
- au centre : larve aquatique de Sisyra fuscata associée aux éponges d'eau douce
- à droite : larve aquatique de Neurorthus fallax localisée dans les torrents de Corse et Sardaigne.

—— a : antenne

—— St : stylets buccaux.

présente les adaptations les plus intéressantes, et c'est son étude qui a orienté nos recherches. Ses pièces buccales sont transformées en fins stylets. La respiration est assurée par des trachéo-branchies abdominales toujours en mouvement. Cet insecte est réputé rare, mais en réalité on trouve cette larve dans toutes les stations où croissent des éponges d'eau douce (ruisseaux à cours rapide ou eaux stagnantes bien oxygénées), mais on ne la récolte en abondance qu'en fin de saison, (Septembre) au moment où pullule la seconde génération annuelle. Nous l'avons récoltée sur les éponges qui croissent le long des piliers soutenant les lavoirs de campagne dans le Loiret, (vallée du Loing et de l'Ouanne) mais surtout dans la Marne près de Reims (mare de Gueux).

- La larve de Neurorthus fallax (Neurorthidés) fig. 3 est également aquatique mais (contrairement à toutes les autres espèces de Planipennes citées précédemment), elle est géographiquement très localisée, puisqu'on ne l'a observée que dans les torrents des montagnes de la Corse et de la Sardaigne. Cette larve a été découverte pour la première fois en 1967 seulement par P. ZWICK. La publication de cet auteur nous a semblé d'un intérêt considérable au point de vue écologique, parce qu'elle nous fournissait un second exemple de larve aquatique qu'il était intéressant de comparer avec la larve de Sisyre. Aussi dès le printemps suivant, avons-nous organisé un voyage d'étude en Corse afin de retrouver cette espèce et d'en préciser l'anatomie, sur place, sur du matériel vivant, la dissection immédiate des larves capturées étant la seule façon d'étudier correctement certaines dispositions du tube digestif et de compter les tubes de Malpighi qui sont généralement très longs et enchevêtrés les uns dans les autres. Aussi dans les derniers jours de Mars 1968, nous avons pu retrouver la larve de Neurorthus fallax dans les torrents de montagne du centre de la Corse, à des altitudes de 700 à 1000 mètres, principalement entre Cozzano et Ghizoni, dans les torrents qui se jettent dans le Taravo ainsi que ceux qui se jettent dans le Tavignano. Ces larves, jamais abondantes se trouvent à la face inférieure des pierres dans les eaux dont la température est voisine de + 6 à + 8°, (jamais supérieure à

+ 10°). Ces insectes, longs de 1 cm environ sont très minces et caractérisés par leur long cou mobile (correspondant en réalité à la partie antérieure du prothorax). Elles sont beaucoup moins spécialisées que la Sisyre car ce sont sans doute des prédateurs chassant n'importe quelle proie. Ces larves ne possèdent pas de trachéo-branchies, et la respiration se fait par la totalité de la surface du tégument, ce qui n'est pas surprenant car elles vivent dans des eaux très oxygénées.

B. - CARACTERES GENERAUX DE L'APPAREIL DIGESTIF DES LARVES DE PLANIPENNES

Les caractéristiques essentielles des larves de Planipennes résultent en réalité de leur adaptation générale à la capture des proies et de l'ingestion d'une nourriture presque exclusivement liquide.

- Les pièces buccales sont transformées en appareil de préhension. Les maxilles sont toujours dépourvues de palpes maxillaires ; elles ne possèdent pas de galéa ni de lacinia différenciées, mais elles ont la même longueur que les mandibules. Maxilles et mandibules sont creusées chacune d'une demi-gouttière dont la réunion forme le canal alimentaire. La forme de ce dernier et les coaptations maxillo-mandibulaires sont assez différentes d'une espèce à l'autre et leurs variations font l'objet du premier chapitre de ce mémoire.

- Le labium est de forme et d'importance très variable, mais il participe toujours à la coaptation antérieure qui ferme la bouche. Cette coaptation est formée par l'hypopharynx en saillie qui vient s'insérer dans un repli formé par l'épipharynx, mais il est parfois plus complexe.

- La bouche ainsi obturée dans sa partie antérieure médiane ne peut donc s'ouvrir que sur le côté de l'atrium buccal (ou cibarium), ce dernier a donc une forme particulière variable selon les espèces. Cette disposition du cibarium met en continuité la bouche et les canaux alimentaires des pièces buccales précédemment décrites. Ce cibarium fonctionne comme

une pompe alimentaire et est muni de muscles nombreux qui permettent l'aspiration ; leur action est complétée par les muscles du pharynx qui remplissent le même rôle.

- L'oesophage fait suite au pharynx sans aucune discontinuité. Sa structure histologique (étudiée chez la Sisyre), est cependant plus simple car il est dépourvu de la musculature complexe qui constitue la principale caractéristique du pharynx.

- Le jabot revêt une importance très variable selon les espèces (fig. 4). Il est bien individualisé chez les larves de Chrysopa et de Myrmeleon chez lesquelles la valvule cardiaque est bien marquée. Chez le Neurorthus le passage du jabot à l'intestin moyen est marqué par une constriction très nette mais fort épaisse. Chez la Sisyra le passage entre ces deux zones est souvent indistinct à la dissection. Ceci provient du fait que la valvule cardiaque peut être contractée ou au contraire largement ouverte chez cette espèce (fig. 5 A et B). Enfin chez l'Osmyle l'intestin antérieur n'est pas différencié en jabot (fig. 4 D et 5 C). Nous ne saurions établir des relations entre ces divers aspects du jabot et le régime alimentaire ou la capture des proies.

- L'intestin moyen des larves de Planipennes se présente toujours sous la forme d'une poche, plus ou moins allongée (appelée "ventricule chylifique") qui présente la curieuse particularité de rester toujours close. Les aliments absorbés par la larve s'y accumulent durant toute la vie larvaire avec les produits de déchet, et c'est seulement au moment de la nymphose que l'intestin moyen s'ouvre et entre en communication avec l'intestin postérieur. Cette portion du tube digestif représente certainement la zone digestive de l'intestin. Sa structure histologique correspond exactement à celle de l'intestin moyen des autres insectes : elle est notamment caractérisée par l'existence d'une "bordure en brosse" à la face interne.

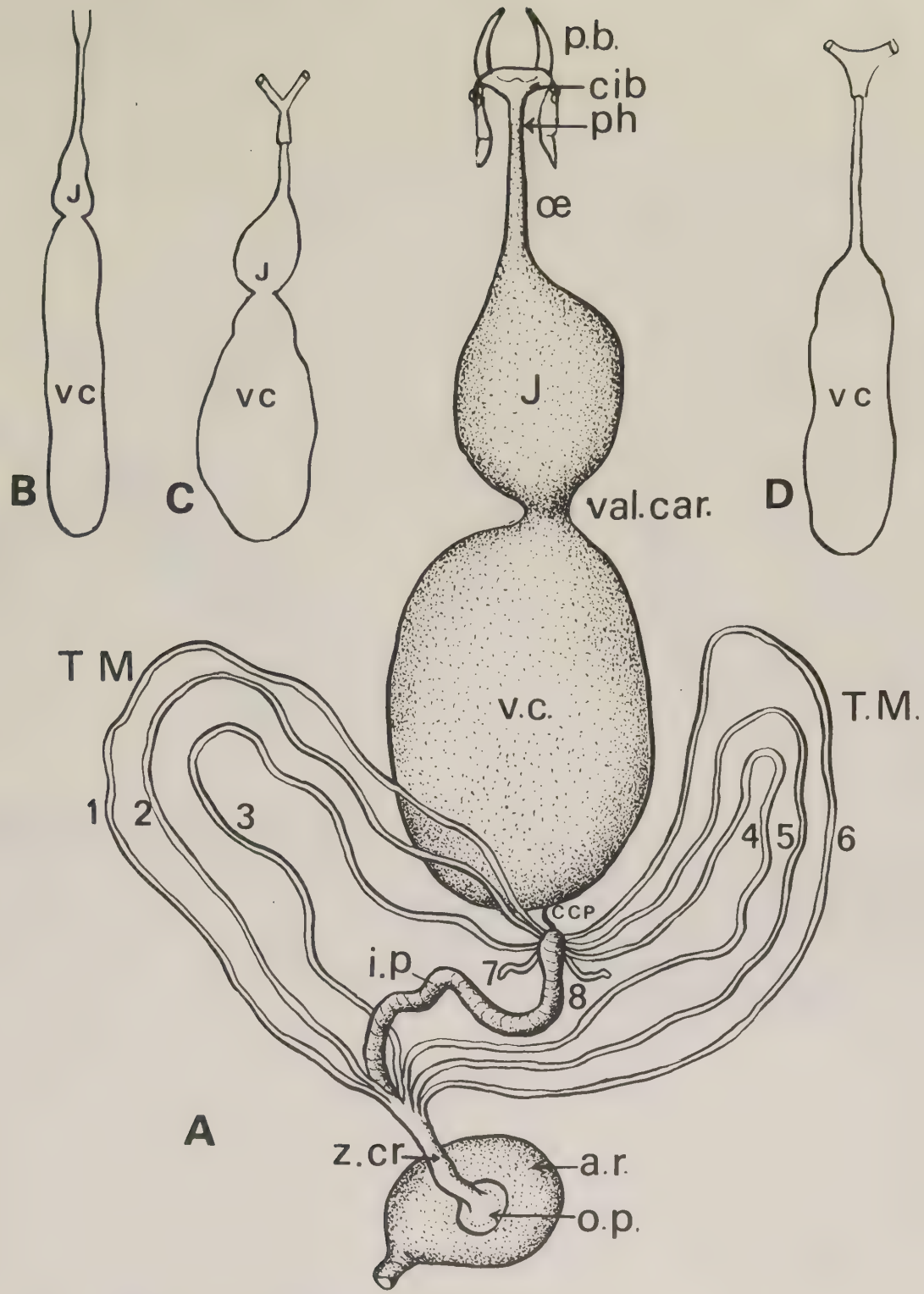


FIGURE 4. - SChéma général de l'appareil digestif des larves de Planipennes.

- A : Tube digestif de la Chrysope
  pb : pièces buccales - cib : cibarium - ph : pharynx - oe : oesophage - J : jabot - val car : valvule cardiaque - vc : vésicule chylifique - ip : intestin postérieur - TM : tube de Malpighi (numérotés de 1 à 8) - a r : ampoule rectale - op : organe pyriforme - Z.cr : zone cryptonéphridiée des tubes de Malpighi.
- B : Schéma de l'intestin postérieur et moyen de Neurorthus fallax.
- C : de Sisyra fuscata.
- D : d'Osmylus chrysops (cette dernière espèce ne possède pas de jabot).

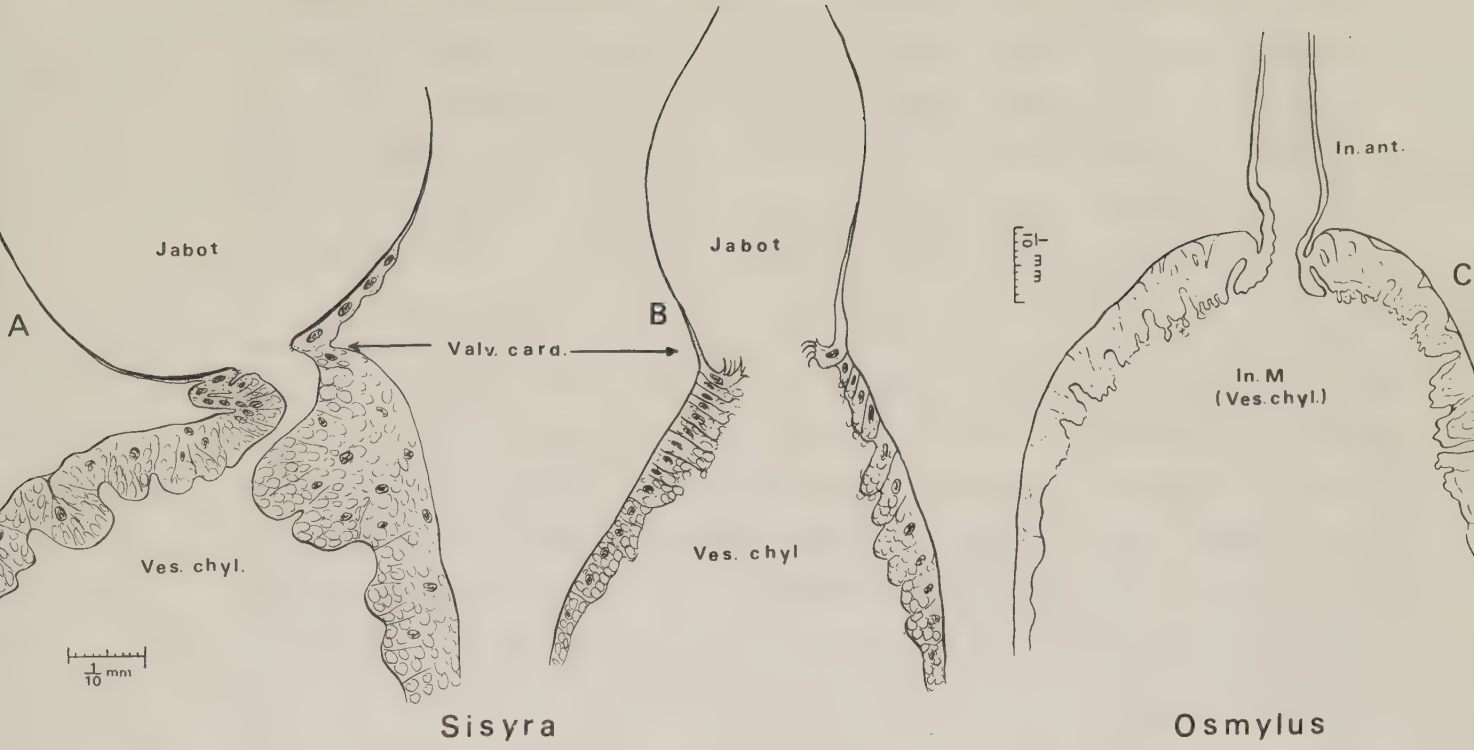


FIGURE 5. - Coupe longitudinale de la valvule cardiaque.
A et B : Sisyra fuscata : A. Valvule cardiaque fortement ressérée
B. Valvule cardiaque largement ouverte.
Chez ces individus, le jabot et la vésicule chylifique sont difficiles à distinguer à la dissection.
C : Osmylus chrysops : chez cette espèce l'intestin antérieur n'est pas différencié en jabot.

- L'intestin postérieur de la larve ne présente aucune communication avec l'intestin moyen et commence donc par un tube clos à sa partie antérieure. Il est cependant relié à la vésicule chylifique par un "cordon cellulaire plein" (c.c.p. fig. 4 A) qui s'insère généralement sur cette dernière en position ventrale plutôt que terminale. L'examen histologique permet facilement de s'assurer que ce cordon est bien aveugle. Sa longueur et son épaisseur sont assez variables d'une espèce à une autre. Il est fort court chez l'osmyle et chez le fourmilion, relativement gros chez la Chrysope, mince chez la sisyre mais il devient capillaire et fort long chez le Neurorthus de telle sorte qu'il est très difficile à mettre en évidence. Outre ce cordon cellulaire, la portion terminale du tube digestif comprend l'intestin postérieur proprement dit, et l'ampoule rectale. L'intestin postérieur décrit généralement une boucle. Le plus souvent son diamètre et son aspect sont très voisins de ceux des tubes de Malpighi avec lesquels il est enchevêtré, ce qui explique les incertitudes et les nombreuses erreurs qui ont été commises dans la description de cette partie terminale du tube digestif. C'est au début de l'intestin postérieur que se déversent les tubes de Malpighi qui s'insèrent tous sur une vésicule creuse que Anthony a appelé (chez la Sisyre) "silk receptacle" parce qu'à la fin du développement larvaire elle reçoit la soie élaborée par la portion proximale des tubes de Malpighi qui se transforme alors en glandes séricigènes. Ce terme de réceptacle à soie est donc assez impropre, car il ne fait appel qu'à une fonction tout à fait transitoire précédant de peu la métamorphose. L'ampoule rectale est plus ou moins importante suivant les espèces. Elle peut être globuleuse (Chrysopa - Myrmeleon) ou plus ou moins allongée (Osmylus, Sisyra), mais sa partie la plus intéressante est certainement "l'Organe pyriforme" constitué par un repli de la paroi rectale entre les bords de laquelle s'insèrent les extrémités distales de certains tubes de Malpighi qui sont dits "cryptonéphridiés" et qui pourraient jouer un rôle dans la récupération de l'eau. L'étude du cryptonéphridisme et de ses variations chez les différentes espèces est faite ici de façon approfondie principalement en fonction de l'écologie de l'insecte et du degré d'humidité relative de son milieu habituel.

Le présent mémoire est donc divisé en deux parties. La première partie est consacrée à l'étude des pièces buccales et principalement à celle des coaptations maxillo-mandibulaires, en recherchant si leurs variations sont en relation avec la capture des proies, la prise de nourriture ou plus simplement la longueur des stylets buccaux. On a aussi étudié la perfection de la coaptation antérieure prébuccale et le fonctionnement de la pompe alimentaire. La seconde partie est consacrée à l'étude du tube digestif postérieur et principalement aux tubes de Malpighi dont le nombre et la longueur ont été soigneusement établis pour chaque espèce. Enfin, l'organe pyriforme et ses variations, le cryptonéphridisme et son rôle possible dans la régulation de l'eau font l'objet du dernier chapitre qui est également, sans doute, le plus important du mémoire.

P R E M I E R E P A R T I E

CHAPITRE I

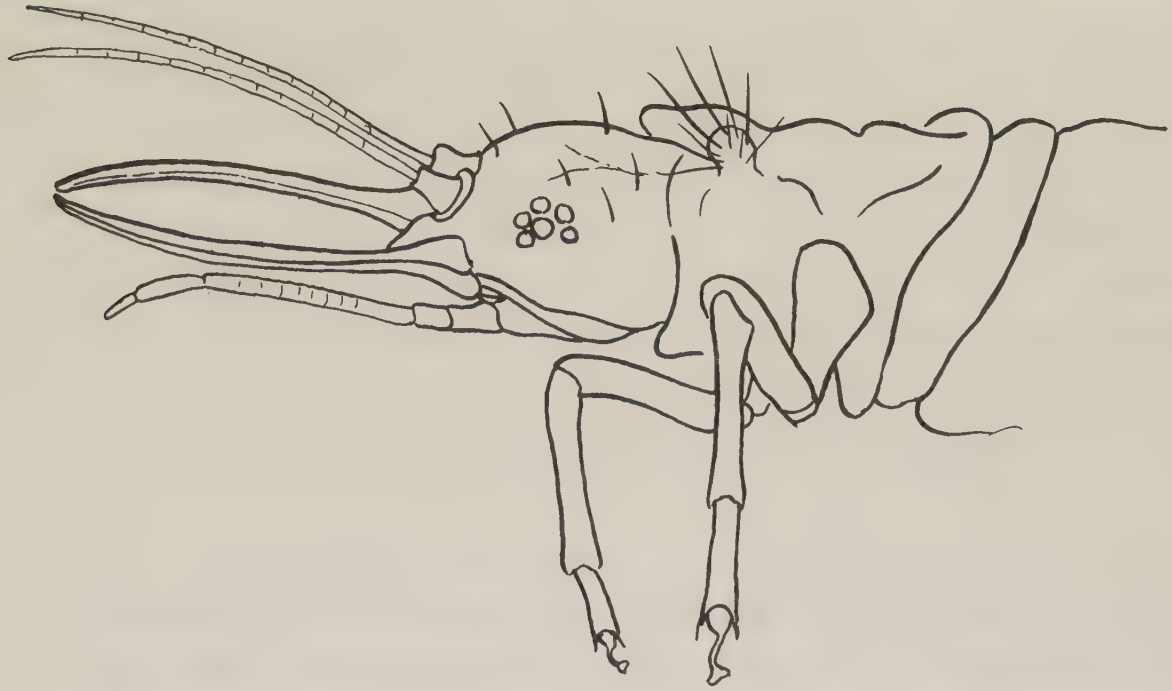
LES PIECES BUCCALES ET LES GLANDES SALIVAIRES

1°) - ORIENTATION DE LA TETE

A première vue, le plan général d'organisation de la tête des larves des Planipennes est déterminé par la forme des pièces buccales (mandibules et maxilles) qui sont démesurément allongées et transformées en organe de préhension. Ces pièces buccales sont orientées dans le même axe que l'axe du corps, en direction prognathe, mais elles ne sauraient à elles seules définir ce prognathisme céphalique. En effet l'examen des diverses larves vivantes montre que seules la Chrysope (fig. 6), le Drepanopteryx et surtout le Neurorthus ont une tête orientée dans le prolongement du corps. Chez l'Osmyle, la tête est légèrement inclinée vers l'avant mais cette orientation est compensée par la courbure des pièces buccales qui sont arquées (dans le plan vertical) en forme de sabre, de telle sorte que leur pointe se retrouve dans l'axe du corps (fig. 7). Chez le fourmilion, le prothorax est fortement incliné et la tête se trouve profondément reportée vers le bas par rapport au corps (fig. 9 A). Enfin chez la Sisyre, la tête fait avec le corps un angle droit et semble donc se trouver en position orthognathe (fig. 10).

Mais à dire vrai, cette orientation de la tête est tout aussi insuffisante pour définir le type buccal de la larve. Si l'on se réfère aux auteurs qui ont étudié la question chez les Insectes, on constate que l'unanimité est loin d'être faite sur les critères à retenir. C'est ainsi que

FIGURE 6. - Chrysopa carnea : aspect de la tête de la larve vue de profil.



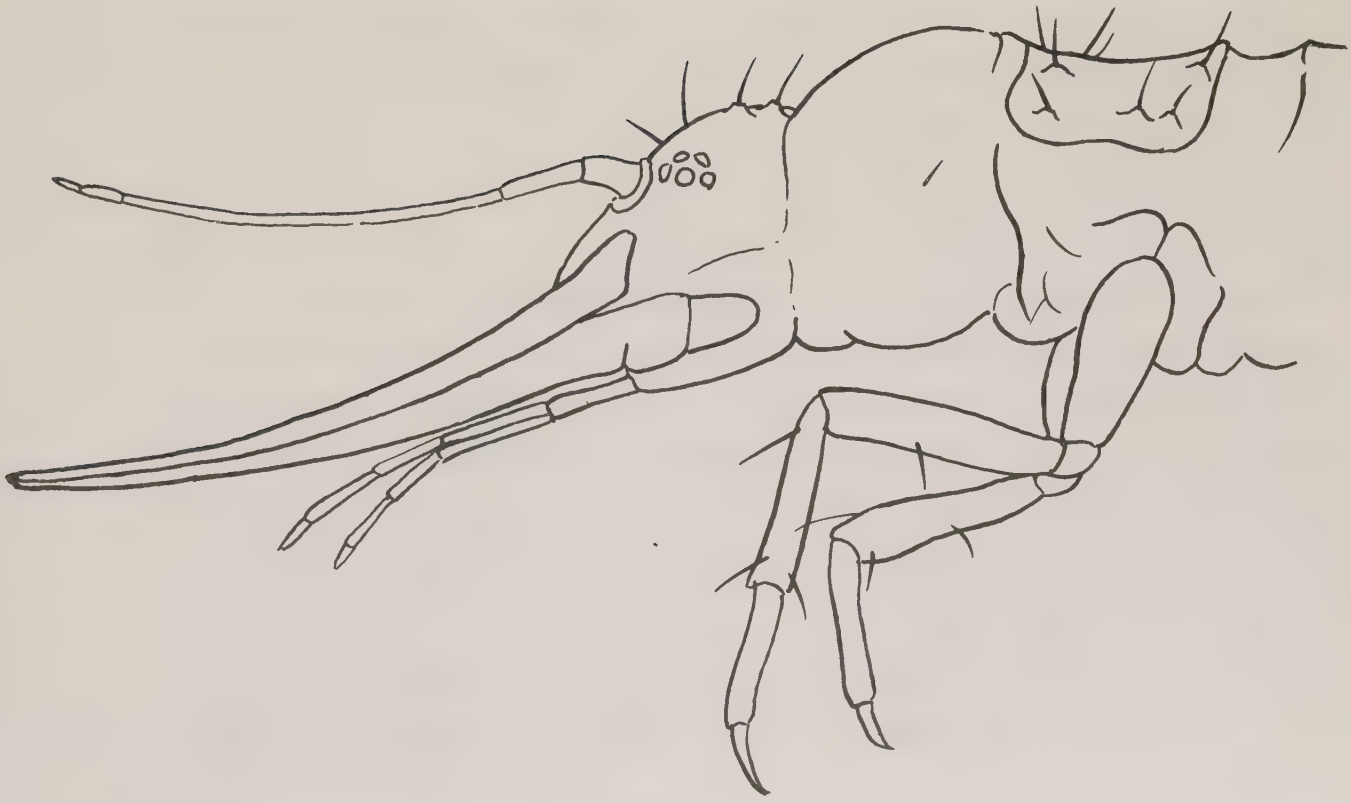


FIGURE 7. - Osmylus chrysops : aspect de la tête de la larve vue de profil.

DENIS (1928) refuse formellement de reconnaître l'axe du stomodeum comme l'axe morphologique de la tête [1]. A ROUSSET (1966) qui partage sans doute ces vues cherche à établir le prognathisme de la tête des Planipennes en étudiant l'orientation du cadre oral qui tend à devenir perpendiculaire à l'axe de la tête, tandis que le plan du foramen occipital qui est perpendiculaire à l'axe du corps des Coniopterigidés, peut varier chez les autres espèces : il s'incline dorso-ventralement de l'arrière vers l'avant chez les Chrysopidés et Osmylidés, et de l'avant vers l'arrière chez les Myrmeleonidés. Ces caractères permettraient de définir "une série possible dans la réalisation du prognathisme".

Contrairement à ces auteurs, P. PESSON (1943) pense que l'axe du stomodeum peut être retenu comme axe anatomique de la tête. Ainsi selon cet auteur "le type prognathe est celui dont l'axe stomodeal (pharynx) coïncide en direction et orientation avec l'axe général antéropostérieur du corps". Nous nous rallions ici à ce point de vue de beaucoup le plus simple et le plus logique. L'observation des nombreuses coupes sagittales réalisées dans le plan de symétrie de la tête des principales larves nous enseigne que, pour toutes ces larves, l'axe du pharynx coïncide sensiblement avec l'axe antéro-postérieur du corps. Le prognathisme serait donc une caractéristique constante des larves de Planipennes. Il convient d'ailleurs d'ajouter à cette généralisation un important correctif. En effet la région préorale située en avant du ganglion frontal qui marquerait selon Snodgrass, le point de départ de la bouche (au sens morphologique) connait chez les Planipennes une importance considérable et forme un atrium buccal ou cibarium particulièrement développé. Or cette région antérieure n'est que très rarement orientée dans le prolongement du pharynx. En dehors

---

(1) "Le stomodeum est une formation autonome n'ayant aucun rapport avec l'architecture métamérique de la tête dans laquelle il décrit des courbes plus ou moins accentuées. Son axe ne saurait en aucun cas être considéré comme l'axe morphologique de la tête". R. DENIS (1928).

de quelques Coniopterygidés, on ne peut guère citer que l'Osmyle et surtout le Neurorthus chez lesquels le cibarium ne fait pas un angle important avec le pharynx (fig. 26). Cet angle nettement marqué chez le fourmilion et chez la Chrysope atteint son maximum chez la Sisyre dont le cibarium forme presqu'un angle droit avec le pharynx (fig. 36). Comme on admet généralement que le cibarium ne fait pas partie du stomodeum proprement dit, cette région préorale ne peut être prise en considération pour la détermination du type buccal des larves étudiées. Cependant l'orientation du cibarium peut traduire la haute spécialisation de certaine larve comme la Sisyre. Il faut d'ailleurs remarquer que l'orientation du cibarium ne reflète que rarement l'orientation générale de la tête. Le cibarium de la Chrysope par exemple est beaucoup plus incliné que ne le laisse supposer l'examen externe de la capsule céphalique qui reste horizontale. Il n'y a guère que chez la Sisyre que l'orientation du cibarium correspond avec la position apparemment orthognathe de la tête signalée plus haut.

Enfin pour compléter ces considérations générales sur la tête des larves de Planipennes, il nous semble utile de préciser la mobilité et le fonctionnement des pièces buccales de certaines espèces. En effet, si au repos, les stylets semblent toujours dirigés vers l'avant quelque soit la position de la tête, l'utilisation de ces stylets pendant la chasse et l'attitude des larves pendant la succion est extrêmement variable.

L'Osmyle a des stylets relativement peu mobiles, incapables de préhension, qui restent toujours dans le prolongement de l'axe du corps pendant la chasse. Leur courbure en sabre vers le haut (généralement passée sous silence) leur permet cependant de fouiller dans leur proie par simple relèvement de la tête (fig. 7). Chez de nombreuses espèces, en effet, ce mouvement de redressement de la tête vers l'arrière est très utilisé. Les Chrysopidés et Hémérobiidés, dont les pinces se meuvent seulement dans le plan horizontal, redressent souvent la tête pour soulever les pucerons et sucer leurs sucs. Ce mouvement n'est pourtant pas favorisé par la position du trou occipital qui s'ouvre en position ventrale. Le Neurorthus opère de la même manière grâce à l'extraordinaire mobilité de son cou articulé

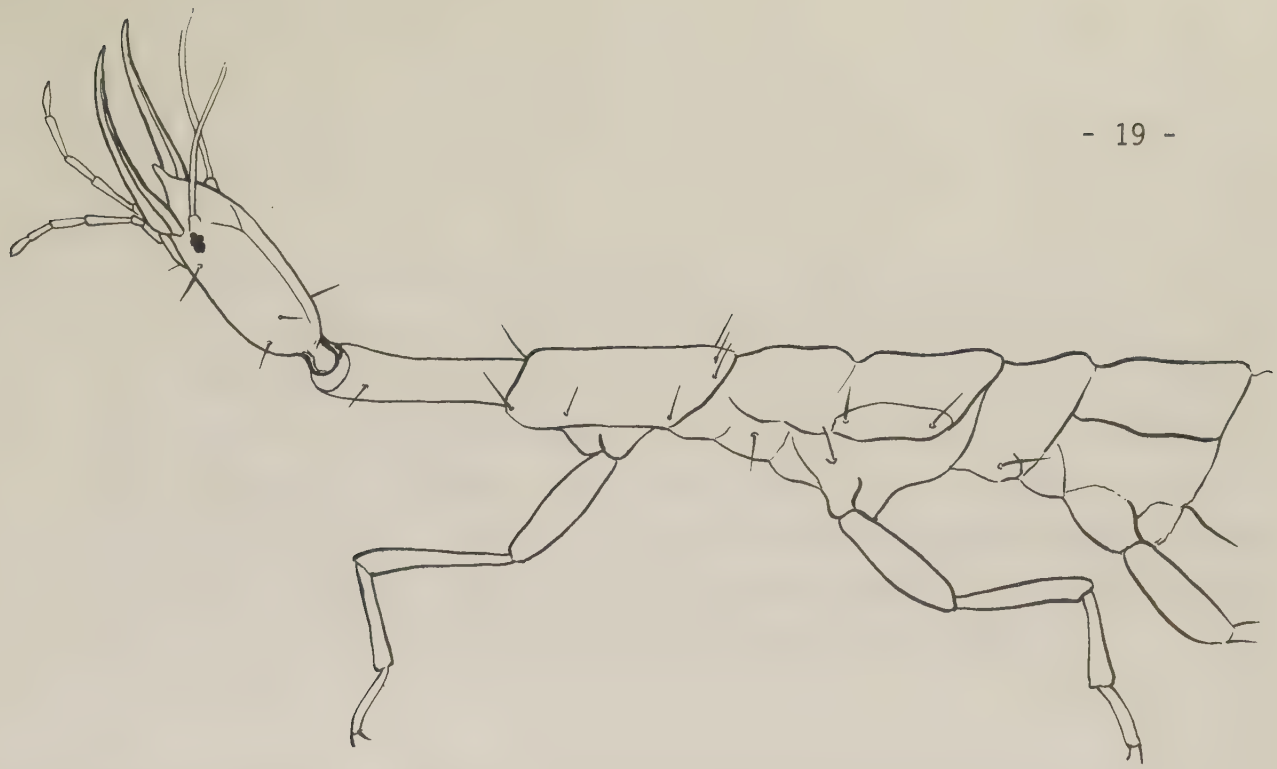


FIGURE 8. - Neurorthus fallax : aspect de la tête de la larve vue de profil.

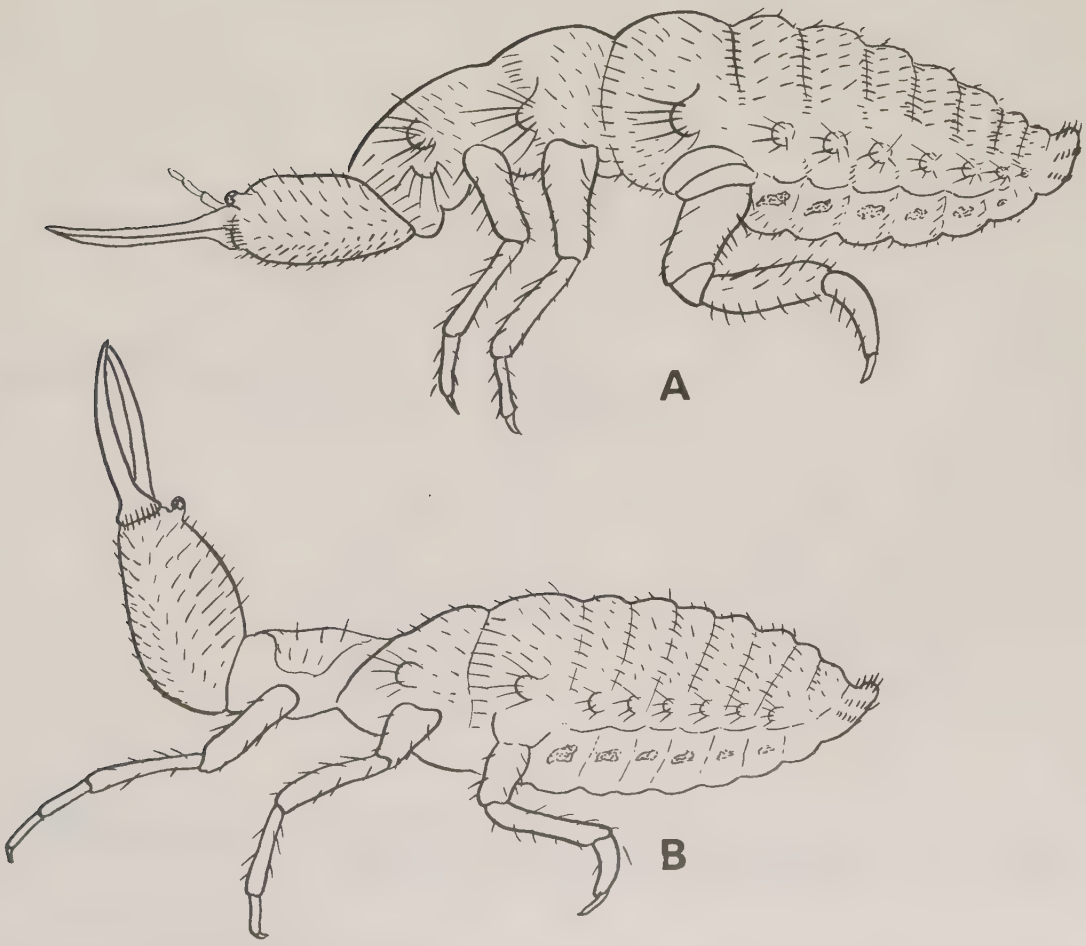


FIGURE 9. - Myrmeleon formicarius : aspect de la tête de la larve vue de profil.

A - Tête orientée dans l'axe du corps (le prothorax est fortement incliné vers l'avant.

B - Tête relevée vers l'arrière.

sur une sorte de rotule qui lui permet de rejeter sa tête loin en arrière (fig. 8). Le fourmilion utilise la mobilité de son prothorax et de sa tête pour capturer ses proies mais aussi pour creuser dans le sable son entonnoir - piège. Pour le fouissement il se sert de sa tête et de ses pièces buccales qui sont rejetées vers le haut (fig. 9 B). L'ensemble forme une pelle puissante que l'insecte utilise (assez maladroitement même) par des mouvements brusques et désordonnés. Ce mouvement est ici facilité par la position du trou occipital qui s'ouvre en position dorsale.

FIGURE 10. - Sisyra fuscata : aspect de la tête de la larve vue de profil. Remarquer l'orientation apparemment orthognathe de la tête.

Enfin chez la Sisyre les stylets buccaux sont transformés en longues soies incapables de préhension. Au repos, elles sont dirigées dans le prolongement du corps mais (contrairement aux pièces buccales des autres espèces) elles sont capables de mouvements verticaux et les deux stylets droit et gauche sont complètement indépendants l'un de l'autre. Ainsi au moment de la succion, l'un ou l'autre des stylets maxillo-mandibulaire s'abaisse vers le bas et s'enfonce à la verticale dans les tissus de l'éponge. Comme nous le verrons plus loin ce mouvement vers le bas amène le stylet dans le prolongement des deux branches en Y qui constituent le cibarium.

De tous ces faits on peut conclure : 1°) - que l'allure extérieure de la larve ne permet pas de définir nettement son type buccal ; 2°) - que l'examen des coupes sagittales conduit à penser que les Planipennes sont de type prognathe ; 3°) - que l'orientation du cibarium souvent coudé avec le pharynx est indépendant de la position de la tête. Il traduit parfois une spécialisation dans la prise de nourriture et permet la mobilité accrue des stylets qui peuvent chez les espèces les plus évoluées comme la Sisyre se mouvoir dans le plan vertical.

2°) - LES STYLETS MAXILLO-MANDIBULAIRES

La mandibule et la maxille des larves de Planipennes sont démesurément allongées (sauf chez les Ithonidés) ; elles sont profondément transformées pour la prise de nourriture. Ces deux appendices sont toujours d'égale longueur. La maxille, toujours dépourvue de palpes maxillaires est formée d'un Cardo et d'un Stipe très développés chez le Neurorthus (fig.17B) plus petits chez la Chrysopa (fig. 12 A), chez le Myrmeleon ou l'Osmylus qui assurent son articulation sur le crâne. Le stylet maxillaire est formé d'une seule pièce et on ne retrouve pas chez elle la structure classique des maxilles des autres insectes. Son interprétation morphologique reste incertaine, et il est difficile de dire, si le stylet maxillaire correspond à la lacinia (Withycombe, Berlant et Grassé), ou à la galéa (Tillyard

Weber), ou s'il est d'origine composite (Rousset). Tout au plus peut-on dire qu'il a un rôle sensoriel autant que préhensile car il est pourvu à son extrémité de groupes de sensilles vraisemblablement gustatives ou olfactives voir cliché 16 planche III et cliché 19 planche IV. La mandibule est creusée sur toute la longueur de sa face inférieure d'une demi-gouttière qui forme avec la demi-gouttière creusée sur la face dorsale de la maxille, un tube continu qui constitue le canal alimentaire conduisant jusqu'à la bouche les tissus liquifiés des proies. La cohésion de la mandibule et de la maxille est assurée par une coaptation en forme de tenon et mortaise de profil plus ou moins complexe dont les variations sont étudiées ici. Dans les pages qui suivent nous nous proposons de voir si la forme des pièces buccales, l'importance et l'étanchéité du canal alimentaire ainsi que le profil de la coaptation maxillo-mandibulaire peuvent être considérés comme des adaptations à la capture des proies, à la succion de leurs liquides internes ou plus simplement à la rigidité et à la sclérification des stylets.

A - Variations de la forme des stylets chez les différentes espèces

Par leur forme et leur utilisation, les stylets maxillo-mandibulaires étudiés ici peuvent être répartis en deux catégories :

- Les stylets piqueurs droits et acérés qui pénétrent dans la proie sans pouvoir la maintenir parce qu'ils sont presque divergents à leur extrémité comme chez l'Osmyle, ou parce qu'ils sont fins et flexibles comme chez la Sisyre qui ne peut se nourrir que des tissus tendres des éponges (fig. 11, ligne supérieure).
- Les stylets préhensiles recourbés vers l'intérieur à leurs extrémités, qui sont capables de mouvements latéraux et qui peuvent capturer et maintenir la proie dont ils aspirent les sucs (fig. 11, ligne inférieure). Ce type se rencontre chez le Neurorthus, le Drepanopteryx, la Chrysopa, et il atteint son plus haut degré de perfection chez le Myrmeleon dont les puissantes mandibules sont hérissées sur leur face interne de fortes épines qui participent à la contention de la proie. Il est vrai que cette adaptation permet au fourmilion de s'emparer des proies vigoureuses qui se dé-

fendent violemment. Les Chrysopes et le Drepanopteryx au contraire ne se nourrissent que de Pucerons qui n'opposent aucune résistance et n'essaient pas même de fuir.

A dire vrai, l'opposition entre ces deux types de stylets n'est pas aussi fondamentale qu'il paraît à première vue, et l'examen d'autres espèces de Planipennes, non étudiées ici, prouve la diversité de leurs stylets buccaux qui forment une série continue montrant l'allongement successif de l'appareil de succion (fig. 11). Les pièces buccales les plus primitives se trouvent chez les Ithonidés (d'Australie) dont les mandibules et les maxilles restent trapues. Chez les Coniopterygidés, on suit l'allongement des pièces buccales qui sont très courtes chez Coniopteryx pygmea mais se transforment en véritables stylets chez Aleuropteryx loewi. Chez les Dilaridés, Dilarus turcicus (de la région du Caucase) possède également des stylets longs et acérés, mais la maxille, plus épaisse que la mandibule est arrondie à son extrémité. Il semble que les Dilaridés, insectes archaïques vivant dans les sols sont à l'origine de nombreuses formes amphibies ou aquatiques comme le Neurorthus dont la maxille présente un aspect sensiblement voisin (à l'exception de la légère courbure apicale) ou l'Osmylus ce qui montre bien que la forme perforante ou préhensile ne traduit pas une opposition fondamentale mais seulement une adaptation à un mode de chasse. Il n'empêche que la forme, la longueur et la consistance des pièces buccales des espèces hautement spécialisées dans le sens prédateur (Fourmilion) ou piqueur (Osmyle, Sisyre) déterminent bien leur comportement et leur prise de nourriture.

Cette adaptation à la prise de nourriture semble d'ailleurs poussée fort loin dans le détail, car l'observation des stylets buccaux en microscopie ordinaire, et surtout en microscopie électronique à balayage, met en évidence des denticulations variées que l'on peut diviser en plusieurs catégories :

- On distingue donc d'abord des épines ou harpons externes qui servent sans doute à retenir les proies. Les épines se trouvent chez le Fourmi-

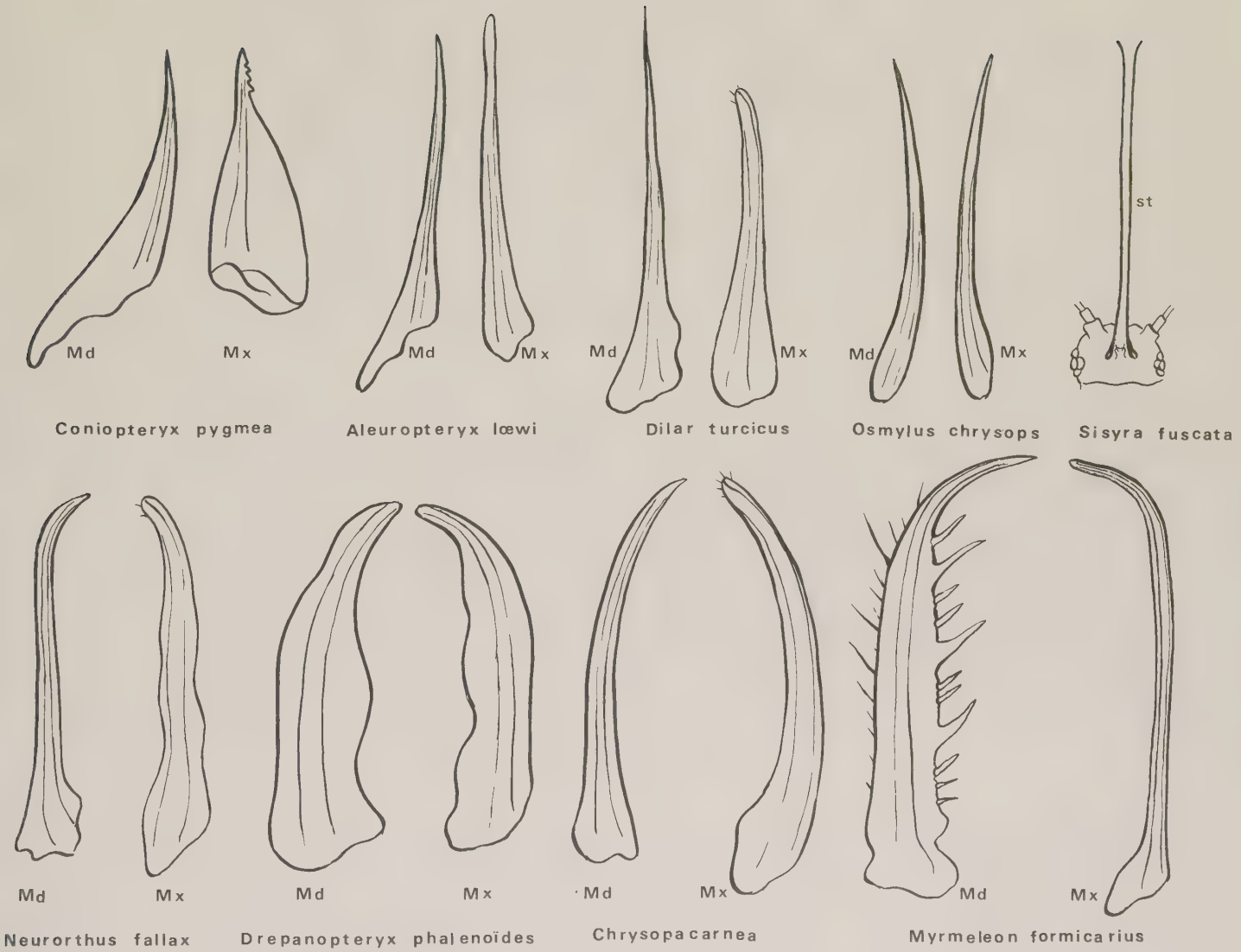


FIGURE 11. - Aspect des stylets buccaux chez différentes espèces.
- sur la ligne du haut : stylets de type perforant
- sur la ligne du bas : stylets de type préhensile.

lion sur le bord interne de la mandibule (fig. 19 A et cliché 5 planche I). Il ne faut pas les confondre avec les grosses sensilles cannelées (S.photo 6), qui ont un rôle sensoriel. Les harpons sont localisés le plus souvent sur le bord interne de l'extrémité apicale de la mandibule (Neurorthus cliché 9 planche II, Osmylus cliché 10 planche II) ; mais chez la Chrysope on trouve sur la face externe de l'extrémité de la mandibule une multitude de petites dents, dirigées vers l'arrière qui remplissent vraisemblablement le même rôle (photo 7 et 8 planche II).
Enfin, l'extrémité de la maxille est parfois entaillée par des incisions que l'on peut également considérer comme des harpons (photo 12 planche III et photos 18 et 20 planche IV).

- On trouve, ensuite à l'intérieur même du canal alimentaire des denticulations dirigées vers l'arrière, qui empêchent vraisemblablement la régurgitation des particules alimentaires. Nous en avons observé chez le Neurorthus (mandibule) (cliché 11 planche II), chez la Chrysope (maxille) (cliché 15 planche III) et chez l'Osmyle (cliché 17 planche III) chez lequel elles prennent l'aspect de longues épines acérées dirigées vers l'arrière, au beau milieu de la gouttière maxillaire. Elles avaient déjà été entrevues par WUNDT qui leur attribuait un rôle dans la progression vers la bouche des particules alimentaires solides.

- Enfin, il existe une dernière catégorie de denticulations au rôle plus incertain. Ce sont les rangées d'épines qui se trouvent sur le bord même du canal alimentaire. Nous les avons observées pour la première fois, en microscopie ordinaire, chez le Fourmilion (fig. 19 C.D.E.F.). Nous avons pu dénombrer une vingtaine de dents maxillaires dirigées vers l'avant, tandis que la mandibule en montrait un nombre sensiblement égal dirigées vers l'arrière. Le microscope électronique à balayage a confirmé nos observations (clichés 1.2.4) et notamment l'aspect écailleux des denticulations mandibulaires. Nous avons observé des formations semblables chez la Chrysope (fig. 12 D et photo 14 planche III). Mais il y en a également chez l'Osmyle (photo 10 planche II et 17 planche III).

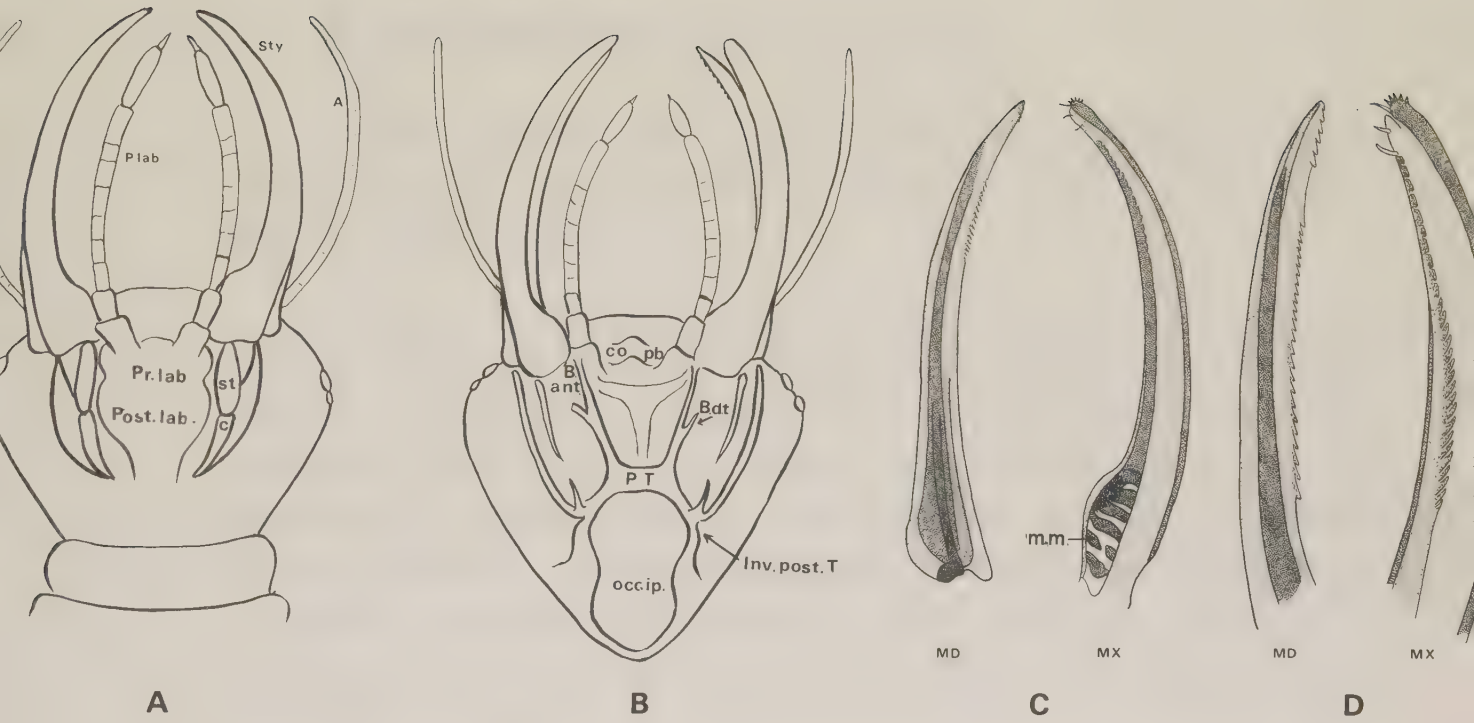


FIGURE 12. - Chrysopa carnea : A : Tête vue par la face ventrale
B : Tégument de la tête après traitement à la potasse et coloration au noir Chlorazol B.
C : Mandibule et maxille droites vues par leur face interne
D : Détails de l'extrémité apicale des mêmes appendices.

A : antenne - B.ant. : bras antérieur du tentorium - B.d.t. : bras dorsal du tentorium - C : cardo - Co.pb. : coaptation prébuccale - Inv. post.T. : invagination postérieure du tentorium - m.m. : muscles intramaxillaires - occip. : foramen occipital - P.lab.: palpe labial - Post. lab. : postlabium - Pr. lab. : prélabium - P.T. : pont tentorial - St. : stipe - Sty : stylets buccaux.

Dans tous les cas, les denticulations mandibulaires sont dirigées vers l'arrière et les denticulations maxillaires sont orientées vers l'avant. Nous ne savons pas si ces dents s'engrènent l'une dans l'autre et complètent la coaptation latéro-interne décrite plus loin, ou si elles jouent un rôle dans la progression de la nourriture dans le canal alimentaire. C'est la première hypothèse qui nous semble la plus vraisemblable.

B - Les coaptations maxillo-mandibulaires

Le canal alimentaire qui traverse les pièces buccales est réalisé par la réunion de deux appendices, la mandibule et la maxille creusées chacune d'une demi-gouttière.

La soudure des deux appendices et l'étanchéité du canal sont assurées par un ensemble de dispositifs anatomiques complexes et précis qui réalisent des coaptations telles que les a définies CUENOT (1926) pour lequel une coaptation est "un ajustement réciproque de deux parties indépendantes d'un organisme animal qui réalisent par leur union un appareil à fonction définie". L'étude détaillée des coaptations maxillo-mandibulaires qui permettent la réalisation du stylet buccal des larves de Planipennes, a été effectuée chez chacune des espèces de manière à obtenir une série évolutive complète des différentes variations de ce dispositif.

Ces coaptations ont parfois été décrites à l'occasion de diverses monographies. C'est ainsi que LOZINSKI a figuré celles du Fourmilion, WUNDT celles de l'Osmyle et SMITH celles de la Chrysope. Enfin ROUSSET a décrit les coaptations des Coniopterygidés. Cet auteur constate d'ailleurs que ces coaptations ne se poursuivent pas dans la partie basale des stylets et sont faciles à dissocier. Toutes celles que nous avons étudiées sont plus perfectionnées et plus efficaces et se poursuivent tout du long des stylets buccaux à l'exception de celle du Drepanopteryx qui s'arrête peu avant l'extrémité basale. L'étude des coaptations, du canal de succion et des glandes venimeuses a été faite avant tout sur des séries de coupes histologiques transversales des stylets maxillo-mandibulaires. Ces coupes

montrent que la cohésion et l'étanchéité du canal de succion sont obtenues par deux systèmes de coaptations : un système latéro-interne relativement simple et un système latéro-externe beaucoup plus compliqué et important.

a) - Le système latéro-interne

Il ne joue aucun rôle dans l'accrochage des mandibules et des maxilles : il assure seulement de façon plus ou moins parfaite l'étanchéité du canal alimentaire par rapprochement des bords internes de ces appendices. Mais sa forme est très variable d'une espèce à l'autre et bien souvent elle n'est pas constante tout le long d'un même organe, allant même parfois jusqu'à s'inverser de la base à l'extrémité apicale. Elle est généralement constituée par un large rebord en saillie qui vient s'appliquer contre une gouttière en creux. Cette coaptation est peu marquée, à peine perceptible chez le Fourmilion et chez le Neurorthus. Chez la Chrysope et le Drepanopteryx c'est la maxille qui présente un bord en saillie, tandis qu'en regard le bord mandibulaire a la forme d'une gouttière (sauf dans la région apicale de la Chrysope). La région basale de ces mandibules possède parfois des épines ou des villosités qui facilitent sans doute l'union des deux appendices (fig. 16 D et E). Chez l'Osmyle et chez la Sisyre au contraire c'est le bord mandibulaire qui présente un rebord en saillie qui vient s'emboîter dans une dépression maxillaire. Mais il n'y a guère que chez la Sisyre que ces deux appendices présentent du côté latéro-interne une coaptation parfaitement profilée dont les deux parties se complètent exactement tout au long des stylets assurant ainsi latéralement une parfaite fermeture du canal alimentaire (fig. 22). Il faut enfin rappeler le rôle possible des denticulations de l'extrémité apicale que nous venons de signaler précédemment dans la fermeture du canal alimentaire dans sa partie terminale.

b) - Le système latéro-externe

Il assure à lui seul la cohésion des mandibules et des maxilles dont la réunion forme le canal alimentaire. Il les maintient solidaires et les empêche de se dissocier. Mais il leur permet un glissement longitudinal

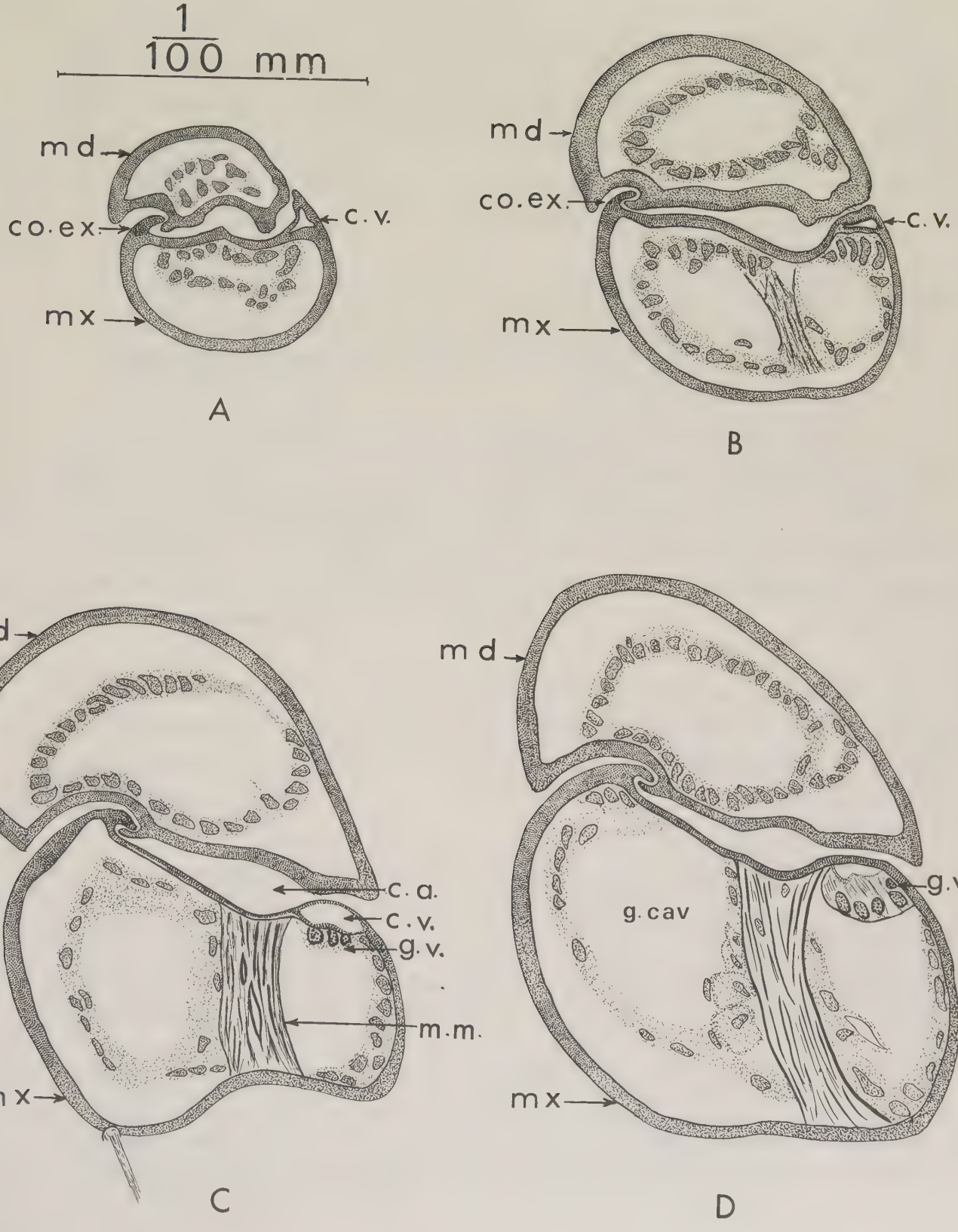


FIGURE 13. - Chrysopa carnea : Coupes transversales des stylets buccaux.
A - dans la partie terminale
B - dans la partie moyenne
C - D - dans la partie basale.
c.a. : canal alimentaire - c.v. : canal venimeux - co.ex. : coaptation externe - g. cav. : glande cavitaire - g.v. : glande venimeuse - md. : mandibule - mx.: maxille - m.m. : muscles intramaxillaires.

largement utilisé dans la succion. Cette coaptation se présente toujours sous la forme de deux gouttières dont les bords externes s'emboîtent l'un dans l'autre. Mais le profil de ces coaptations est plus ou moins complexe selon les espèces et on peut suivre son perfectionnement sur les coupes transversales de la partie moyenne du stylet, de beaucoup la plus typique. L'évolution (fig. 23) porte essentiellement sur 3 points :

- Le profil du rebord de la gouttière qui devient de plus en plus compliqué et va même jusqu'à prendre (en coupe) l'aspect de la tête d'un bouton-pression dans le cas de la mandibule notamment (ex. Sisyra).

- L'orientation des gouttières de coaptation qui sont parallèles au plan horizontal dans les cas les plus simples (Chrysopa), deviennent obliques chez le Myrmeleon et l'Osmylus et sont complètement orientées dans le plan vertical chez Sisyra. Cette évolution du plan de symétrie de la coaptation permet à elle seule d'interpréter les systèmes mécaniques les plus complexes (comme celui de la Sisyre[1]).

- La différenciation d'un talon maxillaire interne (t.m.i.) étroitement lié à l'orientation de la coaptation qui vient d'être définie. Ce talon augmente à la fois la précision de la coaptation et l'étanchéité du canal alimentaire.

Les coaptations les plus simples se trouvent chez la Chrysope et le Drepanopteryx (fig. 13 et 16). Elles se réduisent à deux gouttières dont les cavités ouvertes latéralement reçoivent le bord de l'autre gouttière. Mais tandis que la gouttière mandibulaire est orientée vers l'extérieur, la gouttière maxillaire est tournée vers l'intérieur. L'axe de la coaptation

---

[1] Il convient d'insister sur le fait que nous ne faisons état ici que des coupes faites dans la région moyenne des pièces buccales. Des coupes pratiquées dans la région distale montrent des aspects assez différents dus à l'amincissement des stylets. Nous prenons ici comme axe de la coaptation, le bord externe de la gouttière mandibulaire.

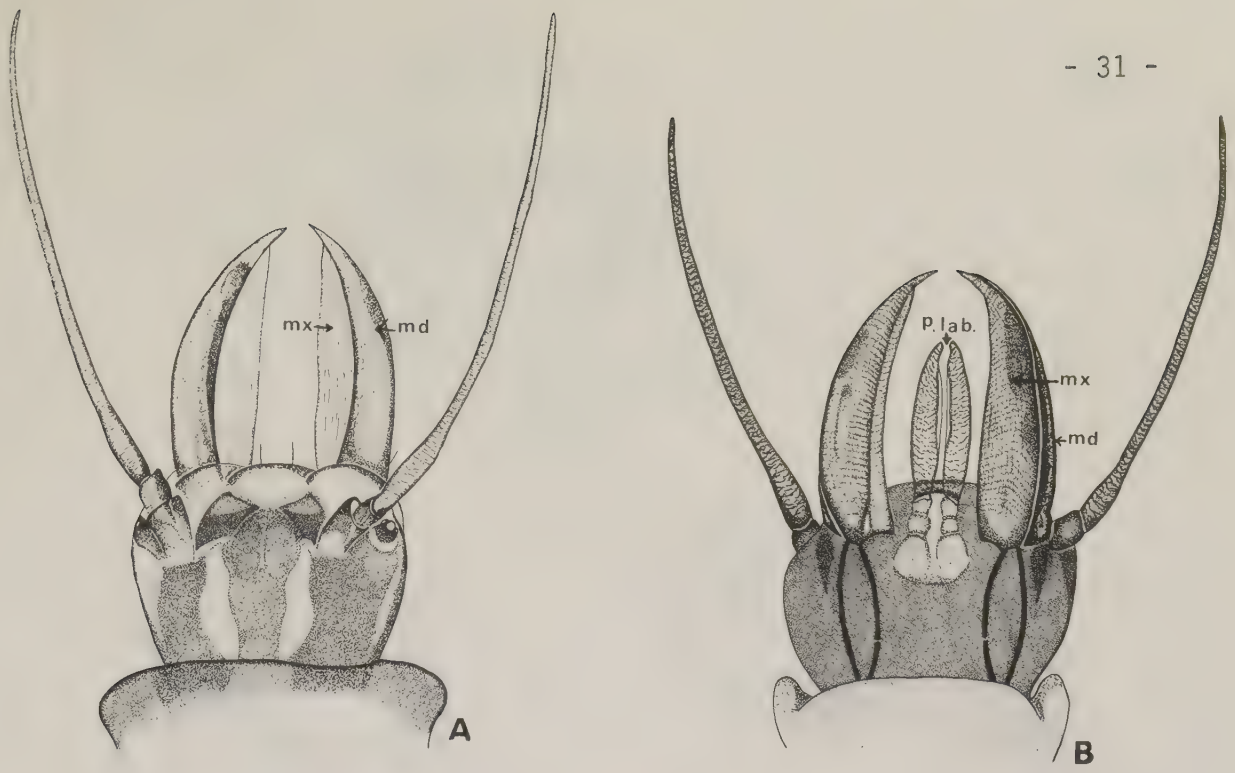


FIGURE 14. - Drepanopteryx phalaenoïdes
Tête de la larve du dernier stade (insecte vivant)
A : vue dorsale
B : vue ventrale.

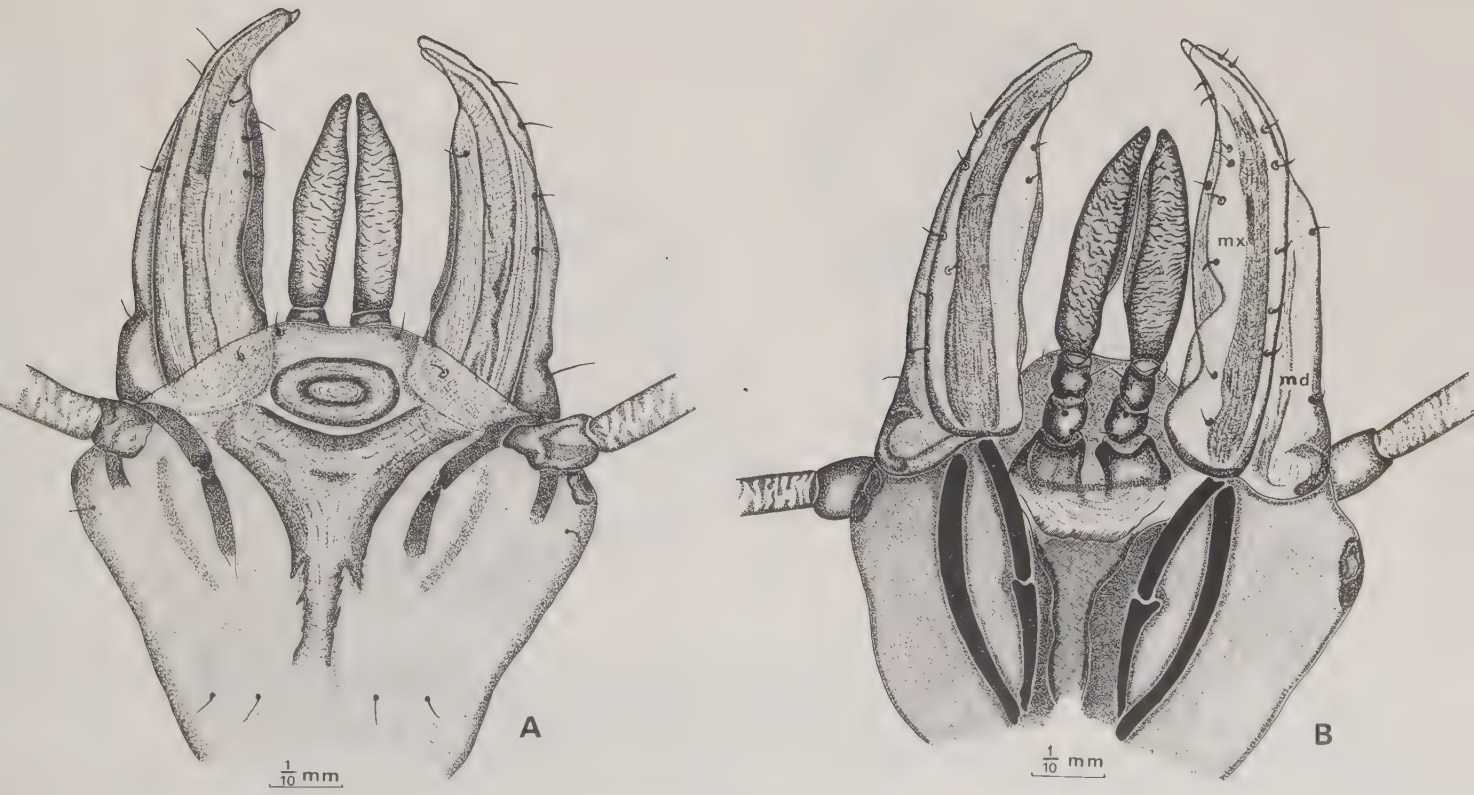


FIGURE 15. - Drepanopteryx phalenoïdes : Exuvie de la tête au dernier stade larvaire.
A : Vue dorsale
B : Vue ventrale

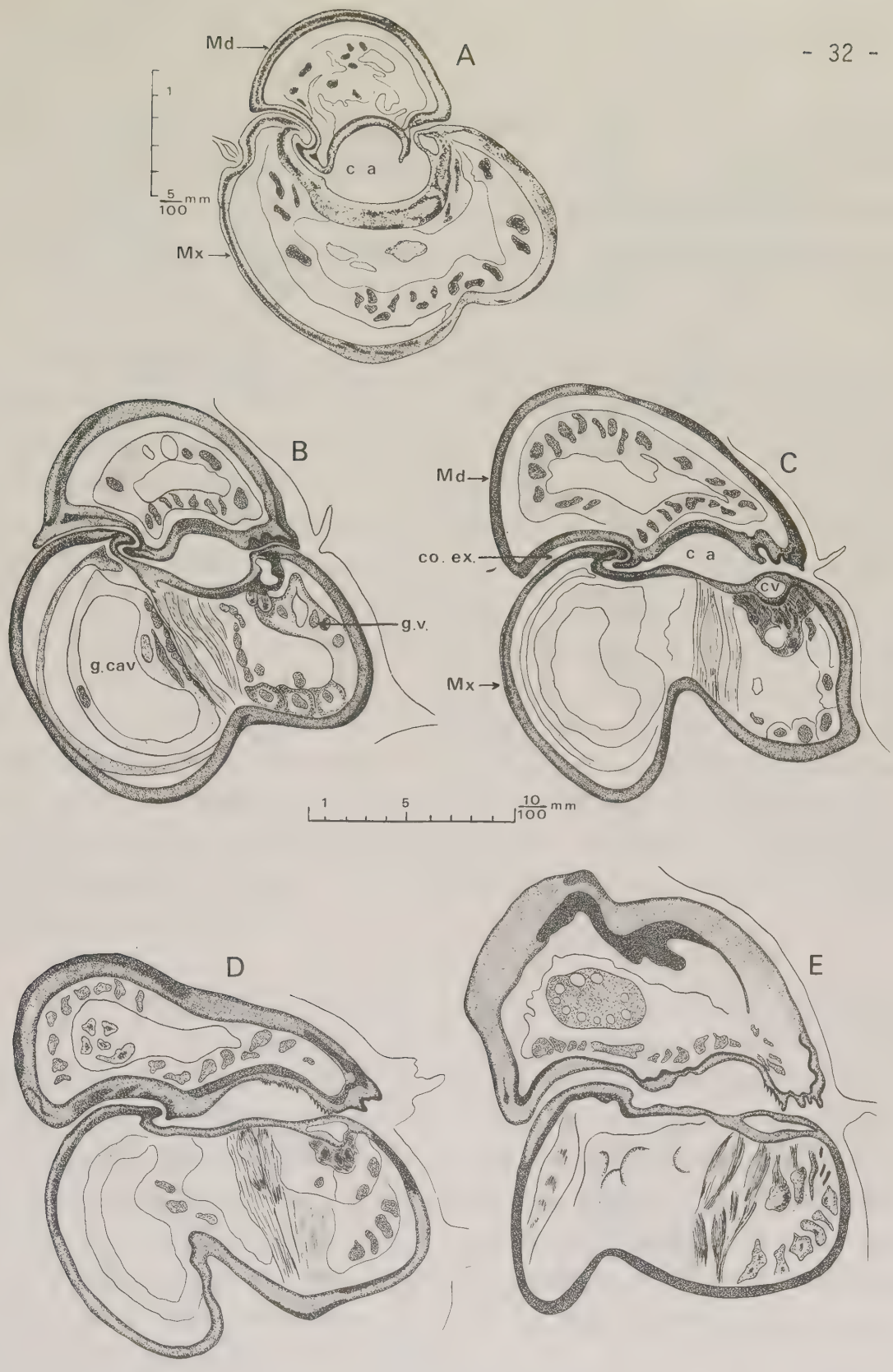


FIGURE 16. - Drepanopteryx phalaenoïdes. Coupes transversales des stylets buccaux.
A : dans la région terminale.
B.C.D.E : dans la région moyenne et basale.
c.a.: canal alimentaire - c.v. : canal venimeux - co.ex. : coaptation externe - g.cav. : glande cavitaire - g.v. : glande venimeuse - Md. : mandibule - Mx. : maxille.

est horizontal et les bords des gouttières mandibulaires et maxillaires restent simples (forme en "creux de vague" fig. 13, 16 et 23). Enfin le canal alimentaire qui reste très faiblement différencié chez la Chrysope est mieux indiqué chez le Drepanopteryx dont la mandibule présente à la face inférieure une voûte nettement individualisée.

Chez le Myrmeleon qui doit accrocher à sa puissante mandibule une frêle maxille (fig. 19 et 20), la coaptation est déjà perfectionnée : les crêtes des gouttières sont pourvues de rebords repliés en crochet qui donnent aux coupes transversales l'aspect de deux "becs" accrochés l'un à l'autre. L'axe de la coaptation est oblique et le talon maxillaire interne (fig. 23 t.m.i.) est bien marqué. La coaptation du Neurorthus est très voisine de celle du Fourmilion. Elle diffère surtout de cette dernière espèce par la formation de son canal alimentaire entièrement creusé dans la mandibule. Un aspect très voisin peut être observé chez l'Osmyle qui présente des caractéristiques générales identiques (même orientation, même aspect en "becs opposés") mais montre dans sa réalisation une précision infiniment plus grande. L'ajustage des pièces de la coaptation, la précision de la forme des cavités qui entourent très exactement les bords en saillie eux-mêmes remarquablement profilés, font de cette coaptation un appareil mécanique hautement perfectionné.

Mais c'est chez la Sisyre que la coaptation atteint son plus haut degré de perfection. Son orientation générale est nettement verticale : les gouttières sont donc ouvertes vers le bas pour la gouttières mandibulaire et vers le haut pour la gouttière maxillaire (fig. 22). Les deux bords des gouttières de coaptation sont différents chez chacun des appendices. Le bord de la gouttière mandibulaire est le plus important : en coupe il a pris l'aspect de la tête d'un bouton pression ; son extrémité est arrondie et pédonculée et vient s'insérer très exactement dans la gouttière maxillaire dont les deux parois sont d'égale importance par suite du développement considérable du talon maxillaire interne. On remarquera d'ailleurs à ce sujet, que la base du talon maxillaire présente un léger renflement, qui vient s'emboîter parfaitement dans une dépression correspondante du bouton pression (fig. 23). Le bord maxillaire externe est nettement plus mince, il est dirigé vers le

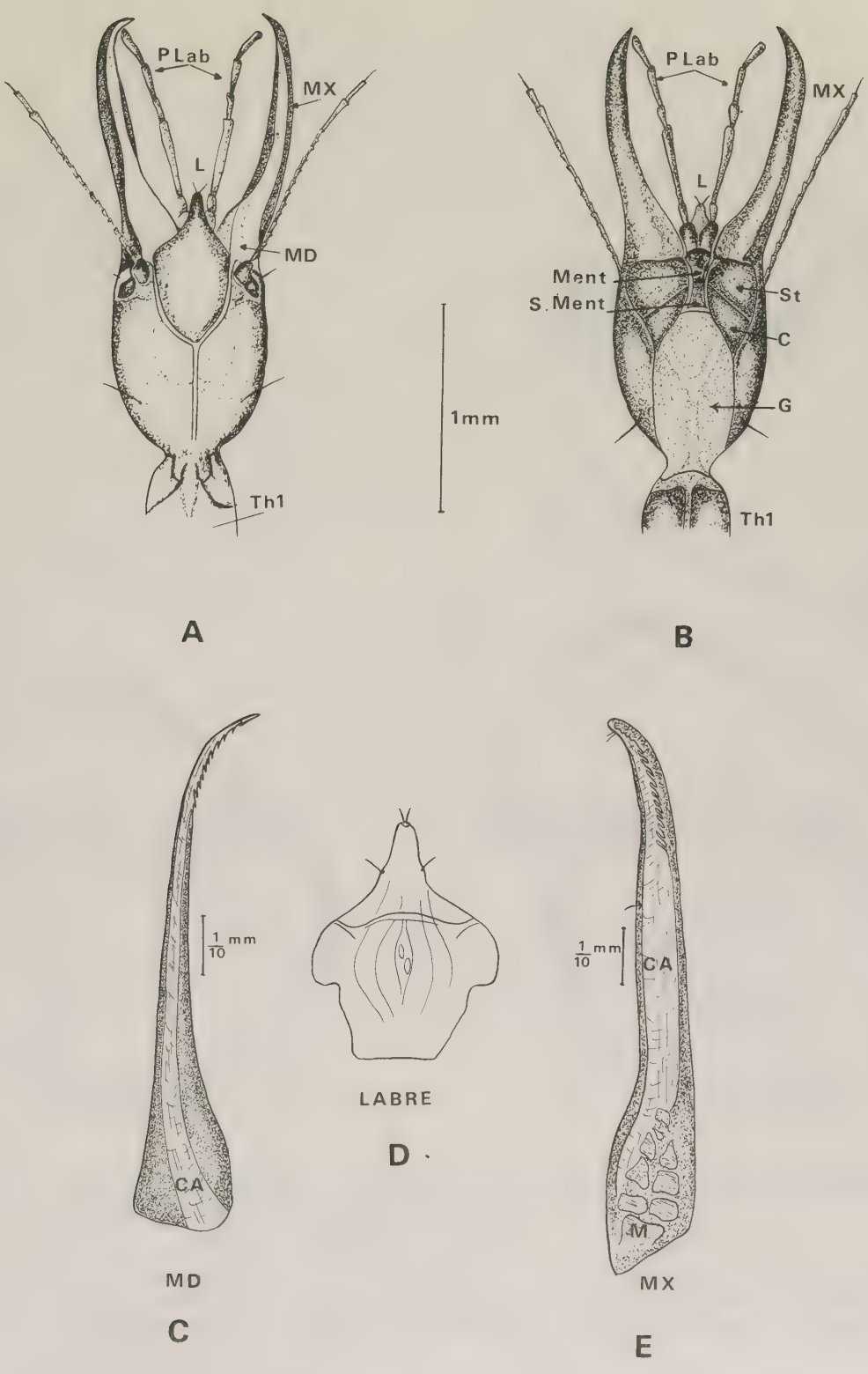


FIGURE 17. - Neurorthus fallax : Aspect de la tête et des pièces buccales.
A - tête vue face dorsale
B - tête vue face ventrale
C - mandibule droite : face inférieure (interne).
D - Labre
E - maxille droite : face supérieure (interne).
C.A. : canal alimentaire - C : cardo - G : gula - L : labre - M : muscles intramaxillaires - Ment : mentum - Md. : mandibule - Mx : maxille - P.lab : palpes labiaux - S. Ment : submentum - St : stipe.

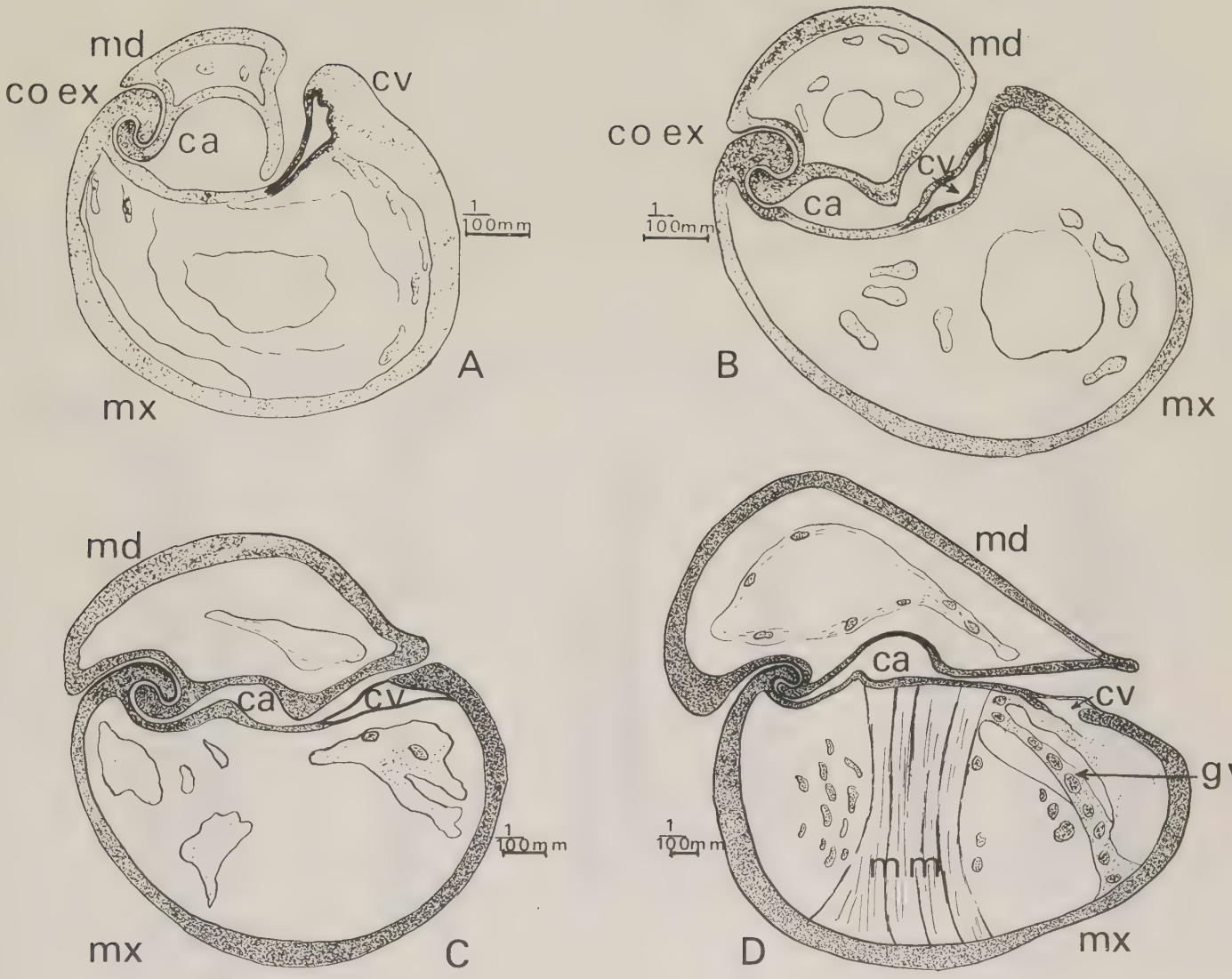
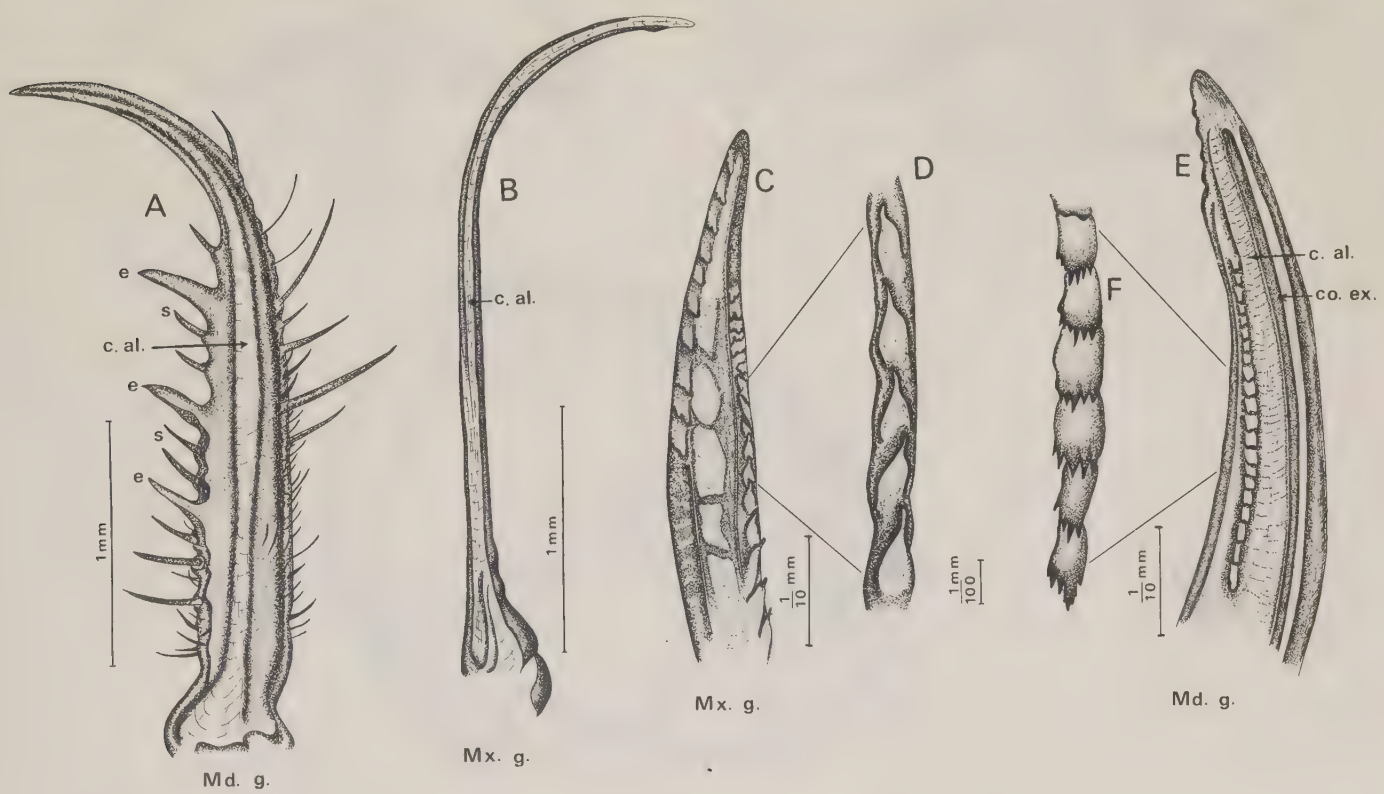


FIGURE 18. - Neurorthus fallax : Coupes transversales des stylets buccaux.
A et B : dans la région apicale
C : dans la région moyenne
D : dans la région basale
C.A. : canal alimentaire - C.V. : canal venimeux - Co.ex. : coaptation externe - g.v. : glande venimeuse - mm : muscles intramaxillaires - md : mandibule - mx : maxille.

haut et s'insère dans la gouttière mandibulaire. Du côté interne, il épouse exactement le bord externe du bouton pression, mais du côté externe, son union est beaucoup moins précise avec la mandibule, ce qui montre bien le rôle prépondérant du bouton pression et de la gouttière maxillaire dans la coaptation. Le canal alimentaire est parfaitement circulaire chez cette espèce. La mandibule très profondément creusée à sa face interne participe à la plus grande partie de son édification. Le talon maxillaire interne la complète au niveau de la maxille. Le diamètre de ce canal de succion varie d'ailleurs fort peu sur toute la longueur des stylets. Il est certes un peu plus large à la base qu'à l'extrémité apicale, mais la différence n'est guère importante.



URE 19. - Stylets buccaux de Myrmeleon formicarius
A : Aspect général de la mandibule gauche vue par sa face inférieure (interne).
B : Aspect général de la maxille gauche vue par sa face supérieure (interne).
C et D : Détails de l'extrémité apicale de la maxille gauche.
F et E : Détails de l'extrémité apicale de la mandibule gauche.

C.al. : canal alimentaire - Co.ex. : coaptation externe - e. : épine - S. : sensille - md. : mandibule - mx.:maxille.

Les détails vus au microscope électronique à balayage sont représentés sur les clichés 1 à 6 planche I et clichés 12-13 planche III.

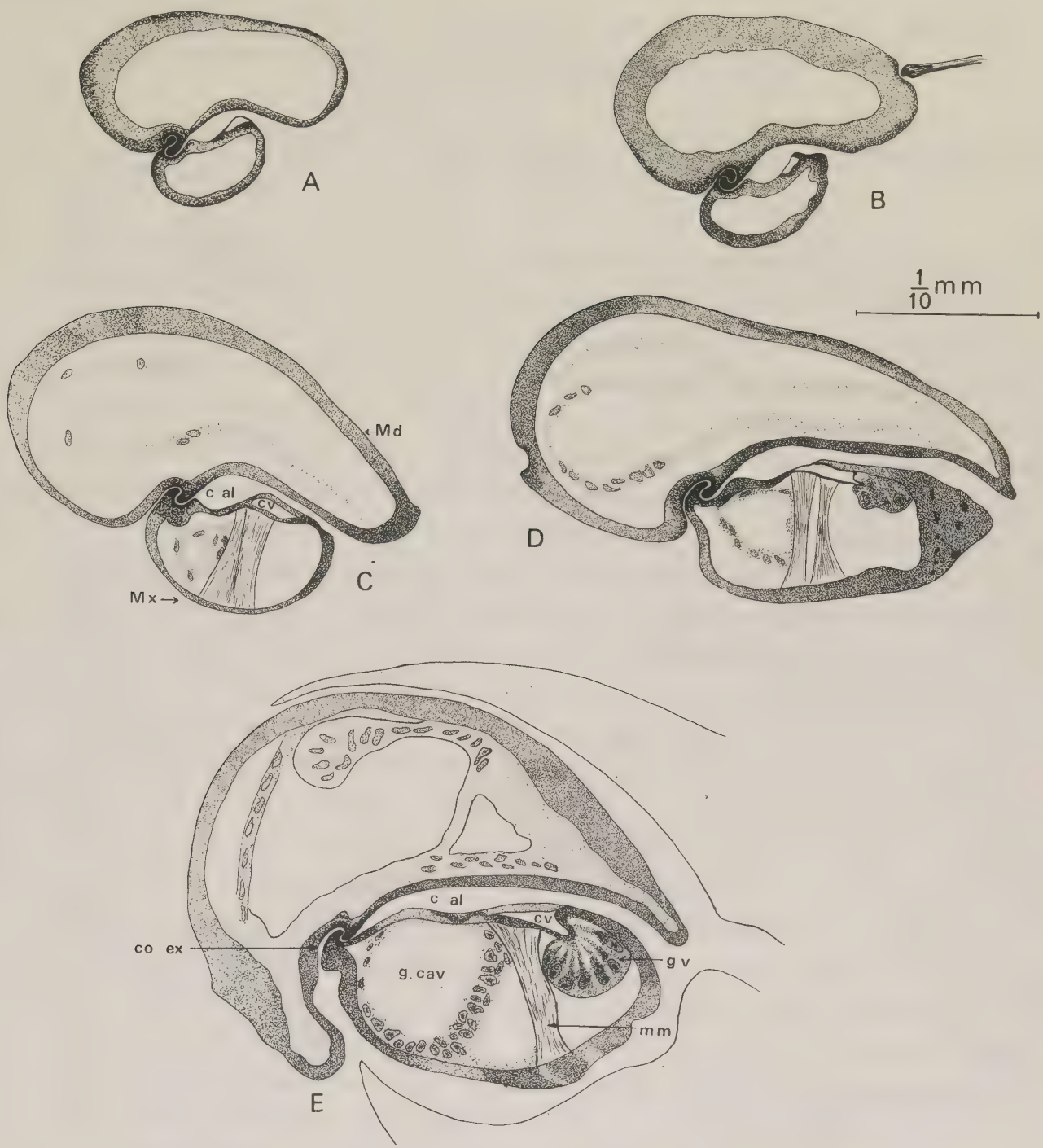


FIGURE 20. - Myrmeleon formicarius : coupes transversales des stylets buccaux.
A et B : dans la région apicale
C : dans la région moyenne
D et E : dans la région basale
C.al. : canal alimentaire - Co. ex. : coaptation externe - c.v. : canal venimeux - g. cav. : glande cavitaire - g. v. glande venimeuse - m.m. : muscles intramaxillaires - Md. : mandibule - Mx : maxille.

On peut se demander quelle est la signification de cette série évolutive des coaptations maxillo-mandibulaires (fig. 23).

Il est tout d'abord évident qu'on ne saurait lui attribuer une valeur phylétique.

Il semble également que la précision de la coaptation n'est pas liée à la prise de nourriture où à la spécialisation du régime alimentaire. En effet, on ne peut mettre en évidence aucune différence significative entre les espèces à stylets piqueurs et les espèces à stylets préhensiles, et chez ces dernières, les espèces les moins spécialisées dans le choix de leurs proies (Fourmilion), ont des coaptations plus évoluées que les espèces monophages comme les Chrysopes qui ne se nourrissent que de Pucerons. Seules les pièces buccales de la Sisyre de loin les plus perfectionnées peuvent être considérées comme le résultat d'une adaptation au régime alimentaire hautement spécialisé de l'insecte, qui se nourrit exclusivement des tissus des éponges d'eau douce. Mais il est plus vraisemblable, que la différenciation de la coaptation maxillo-mandibulaire a une signification purement mécanique et semble liée à l'allongement et à la finesse des stylets buccaux. On constate en effet, que la perfection de la coaptation est inversement proportionnelle à leur rigidité. Les coaptations les mieux différenciées ne se trouvent que chez les espèces pourvues de stylets longs et minces dépourvus de rigidité propre. Afin de chiffrer ce caractère nous avons essayé de définir "un indice d'élongation" correspondant au rapport de la longueur du stylet sur sa largeur mesurée en son milieu. Cet indice doit être calculé pour chacun des stylets (mandibulaire et maxillaire), car il arrive parfois que seul l'un des stylets (chez le Fourmilion, la maxille) est mince alors que l'autre est beaucoup plus épais et rigide. L'indice d'une espèce correspond donc à la moyenne des indices des deux stylets. En comparant les chiffres obtenus sur le tableau II avec les schémas de la fig. 23, on peut constater que dans ses grandes lignes, la perfection de la coaptation est d'autant plus grande que l'indice est plus élevé. On remarquera aussi que l'angle que forme l'axe de la coaptation avec le plan horizontal augmente également dans les mêmes proportions.

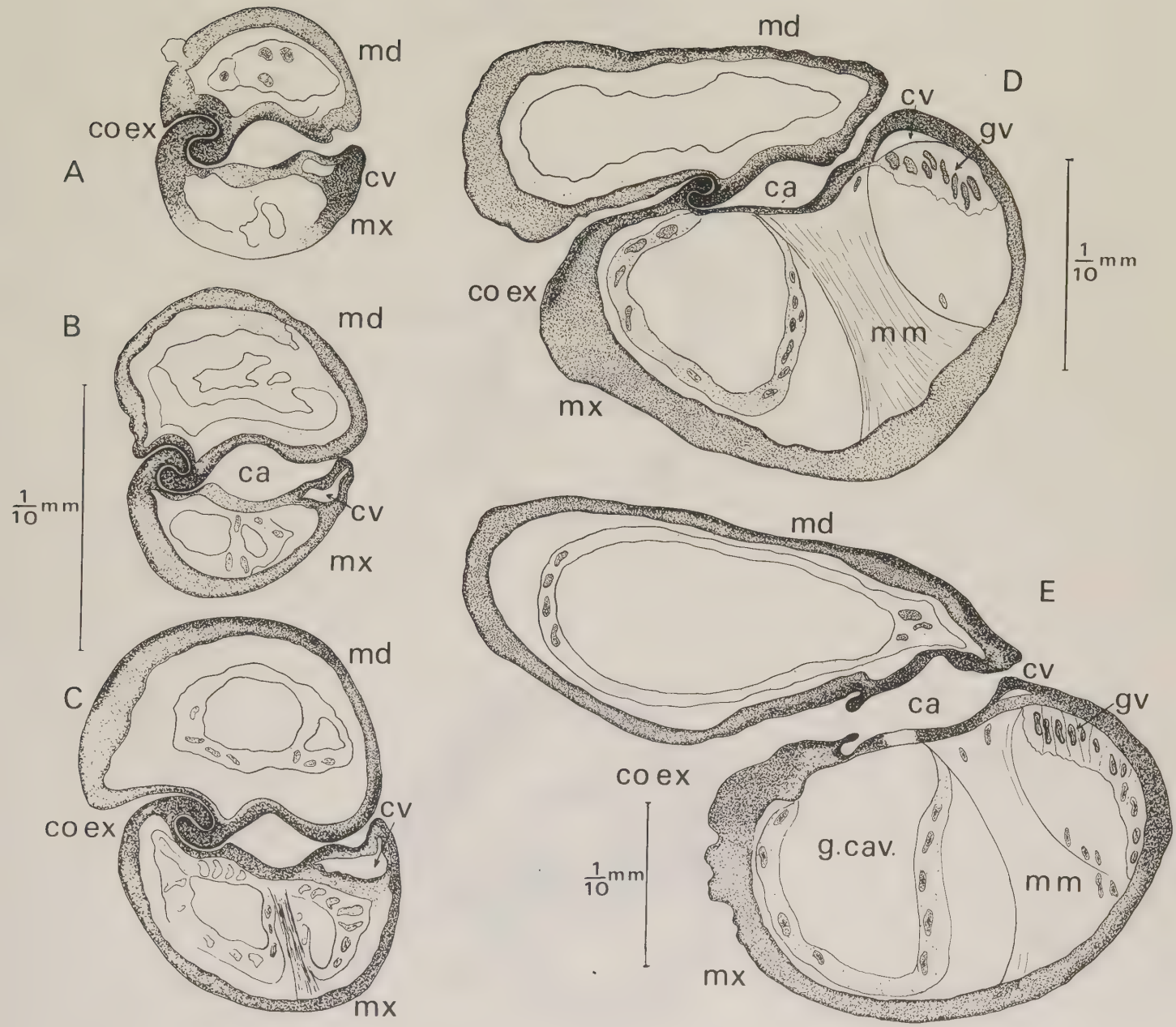


FIGURE 21. - Osmylus chrysops : Coupes transversales des stylets buccaux.
A et B : dans la région apicale
C : dans la région moyenne
D et E : dans la région basale
C.a.: canal alimentaire - Co. ex. : coaptation externe - C.v. : canal venimeux - g.cav. : glande cavitaire - g.v. : glande venimeux - m.m. : muscles intramaxillaires - md. : mandibule - mx : maxille.

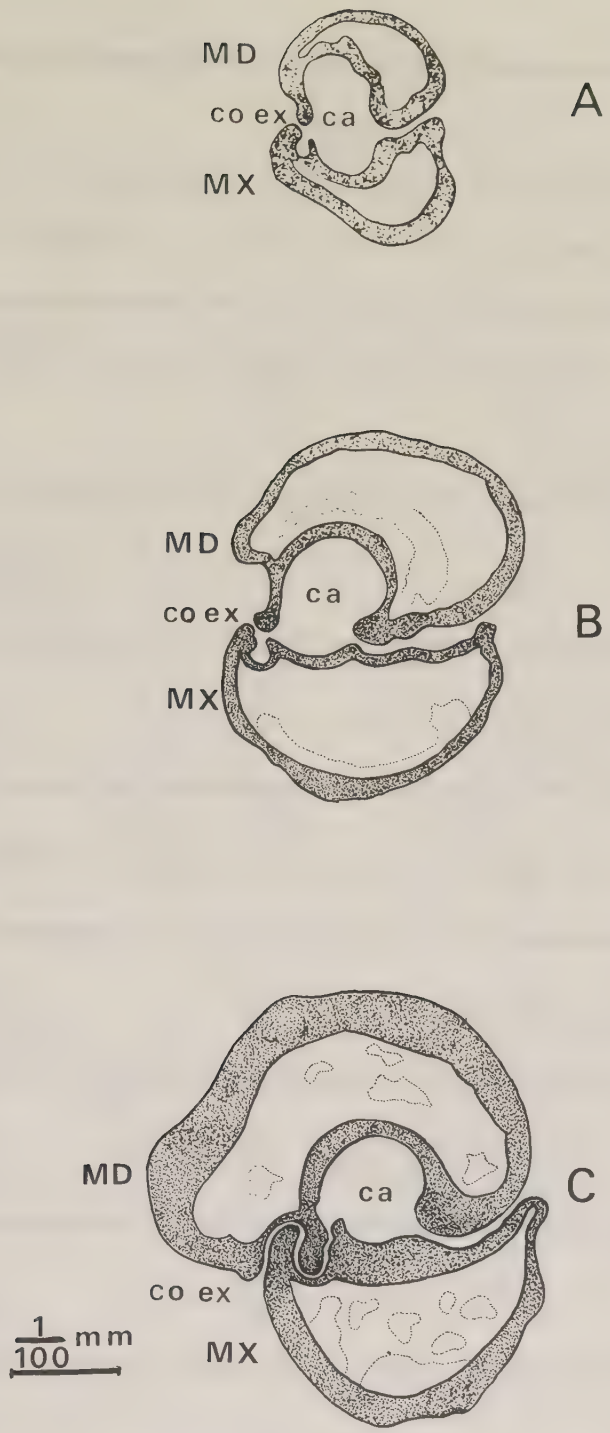


FIGURE 22. - Sisyra fuscata : Coupes transversales des stylets buccaux.
A : dans la région apicale
B : dans la région moyenne
C : dans la région basale
C.a. : canal alimentaire - Co. ex. : coaptation externe - Md. : mandibule - Mx : maxille.

TABLEAU II

INDICE D'ELONGATION (I) DES STYLETS DES DIFFERENTES ESPECES

(Les longueurs L et l sont exprimées en centièmes de millimètre).

Espèces	Mandibule L/l = i	Maxille L/l = i	Indice moyen $I=\frac{i.md+i.mx}{2}$	Angle de l'axe de la coaptation
Drepanopteryx phalenoïdes	$\frac{L}{e} = \frac{63}{17} = 3,7$	$\frac{L}{e} = \frac{59}{11} = 5,3$	4,5	10
Chrysopa carnea	$\frac{L}{e} = \frac{70}{5} = 14$	$\frac{L}{e} = \frac{75}{7} = 10$	12	10
Neurorthus fallax	$\frac{L}{e} = \frac{88}{4} = 22$	$\frac{L}{e} = \frac{88}{8} = 11$	16,5	30
Myrmeleon formicarius	$\frac{L}{e} = \frac{323}{30} = 10,6$	$\frac{L}{e} = \frac{323}{8} = 40$	25	45
Osmylus chrysops	$\frac{L}{e} = \frac{190}{6} = 31$	$\frac{L}{e} = \frac{190}{6} = 31$	31	65
Sisyra fuscata	$\frac{L}{e} = \frac{150}{3} = 50$	$\frac{L}{e} = \frac{150}{3} = 50$	50	80

Il est donc évident que l'angle de la coaptation avec l'horizontale et la perfection de la coaptation ont avant tout une signification mécanique et sont liés au manque de rigidité des stylets buccaux. Les stylets les plus minces ont une coaptation perfectionnée qui les maintient fermement entre eux. Parmi toutes ces espèces, la Sisyre est de loin la plus évoluée. Cette spécialisation traduit le manque de rigidité de ses stylets qui sont d'une ex-

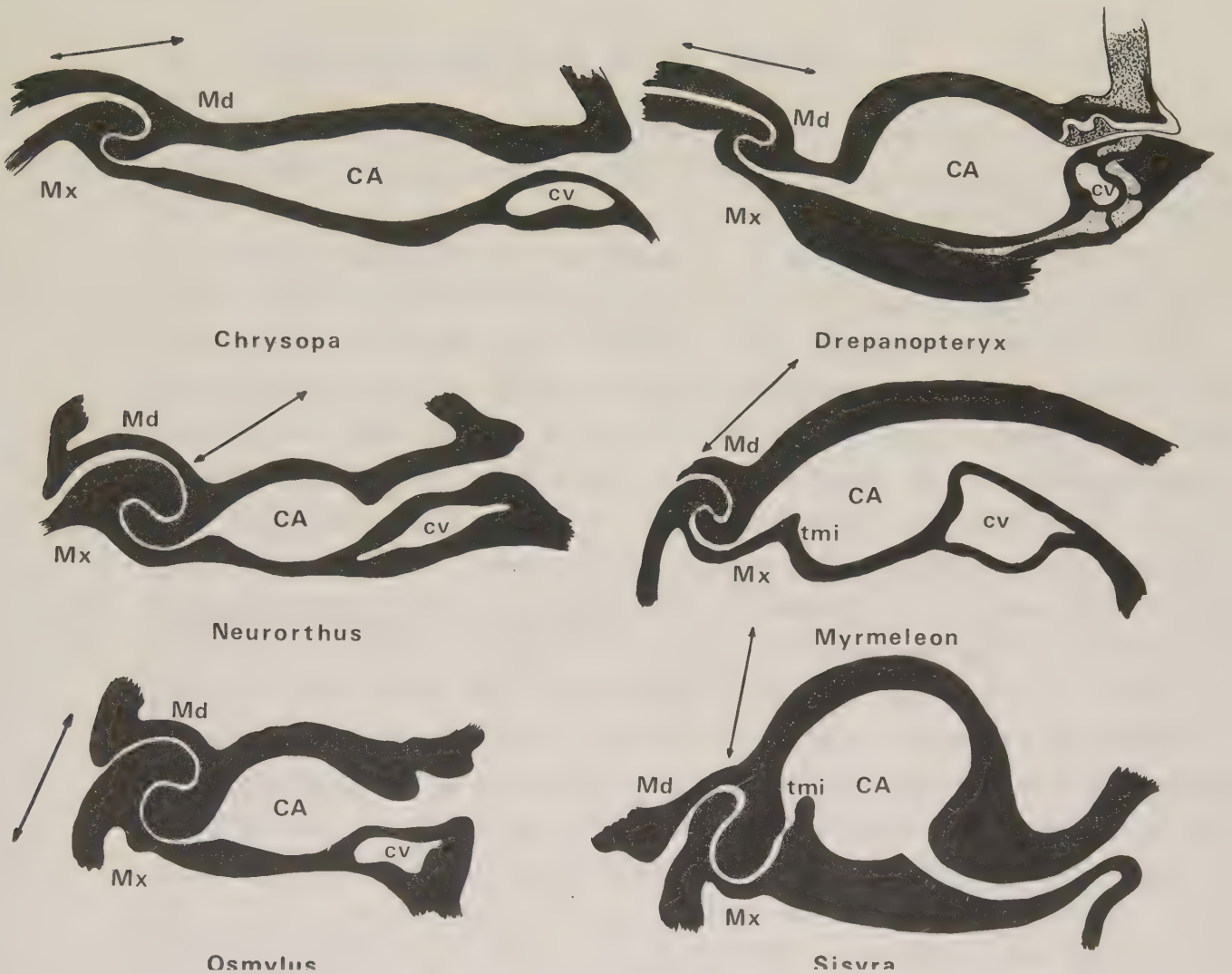


FIGURE 23. - Schéma récapitulatif des coaptations maxillo-mandibulaires de quelques larves de Planipennes. Les flèches indiquent l'orientation du plan de la coaptation latéro-externe.
C.a. : canal alimentaire - c.v.: canal venimeux - Md. : mandibule - mx : maxille - t.m.i. : talon maxillaire interne.

trême finesse. Dans ce cas précis (mais dans ce cas seulement) ce haut degré d'évolution est lié au régime alimentaire tout à fait particulier de l'espèce.

C - La glande à venin et le canal venimeux

Les maxilles des espèces prédatrices, (et elles seules), sont pourvues d'une glande que nous nommons avec LOZINSKY "glande à venin" et qui correspond à la "glande médiane" décrite par WUNDT chez l'Osmyle puis par ROUSSET chez les Coniopterigidés ; cet auteur n'en donne cependant aucune figure. Cette glande est située à la base de la maxille, sur le bord interne (contrairement à la dénomination de WUNDT). Elle déverse ses sécrétions dans une "poche réceptrice" aplatie dorso-ventralement (la "plaque glandulaire" de WUNDT ou "lame basale" de ROUSSET) qui est le point de départ d'un canal d'évacuation qui se poursuit sur toute la longueur du bord latéro-interne de l'appendice. Cette glande est très visible sur les figures 13 C et D, 16 B, 20 E, 21 D et E. Nous l'avons observée chez Chrysopa, Drepanopteryx, Myrmeleon, Osmylus et Neurorthus, tous prédateurs. Elle manque chez la Sisyra ainsi que le canal venimeux. Cette glande d'aspect typiquement massif et globuleux est formée chez le Myrmeleon (fig. 20E) et la Chrysope (fig.13 D) de cellules hautes et minces pourvues à leur base d'un noyau volumineux. A la partie opposée, le cytoplasme entre en contact avec la paroi généralement mince à ce niveau de la poche réceptrice dans laquelle elles déversent directement et isolément leur sécrétion. Celle-ci s'écoule ensuite dans un fin canal qui se poursuit tout le long du bord interne de la maxille pour s'ouvrir enfin en position subapicale. Sa section est tout d'abord fort aplatie, elle garde cet aspect sur toute sa longueur chez le Neurorthus mais elle est ensuite le plus souvent élipsoïdale et devient parfois triangulaire à son extrémité (Chrysopa, Osmylus) ; son orifice est souvent difficile à observer chez les espèces à stylets préhensiles. A ROUSSET fait justement remarquer qu'on ne sait rien de la formation de ce canal qui proviendrait soit d'une délamination de la cuticule soit de la fermeture d'une gouttière longitudinale externe (à la maxille). L'auteur exclut la possibilité d'une origine interne parce qu'il n'y a pas de cellules épidermiques à l'intérieur du canal.

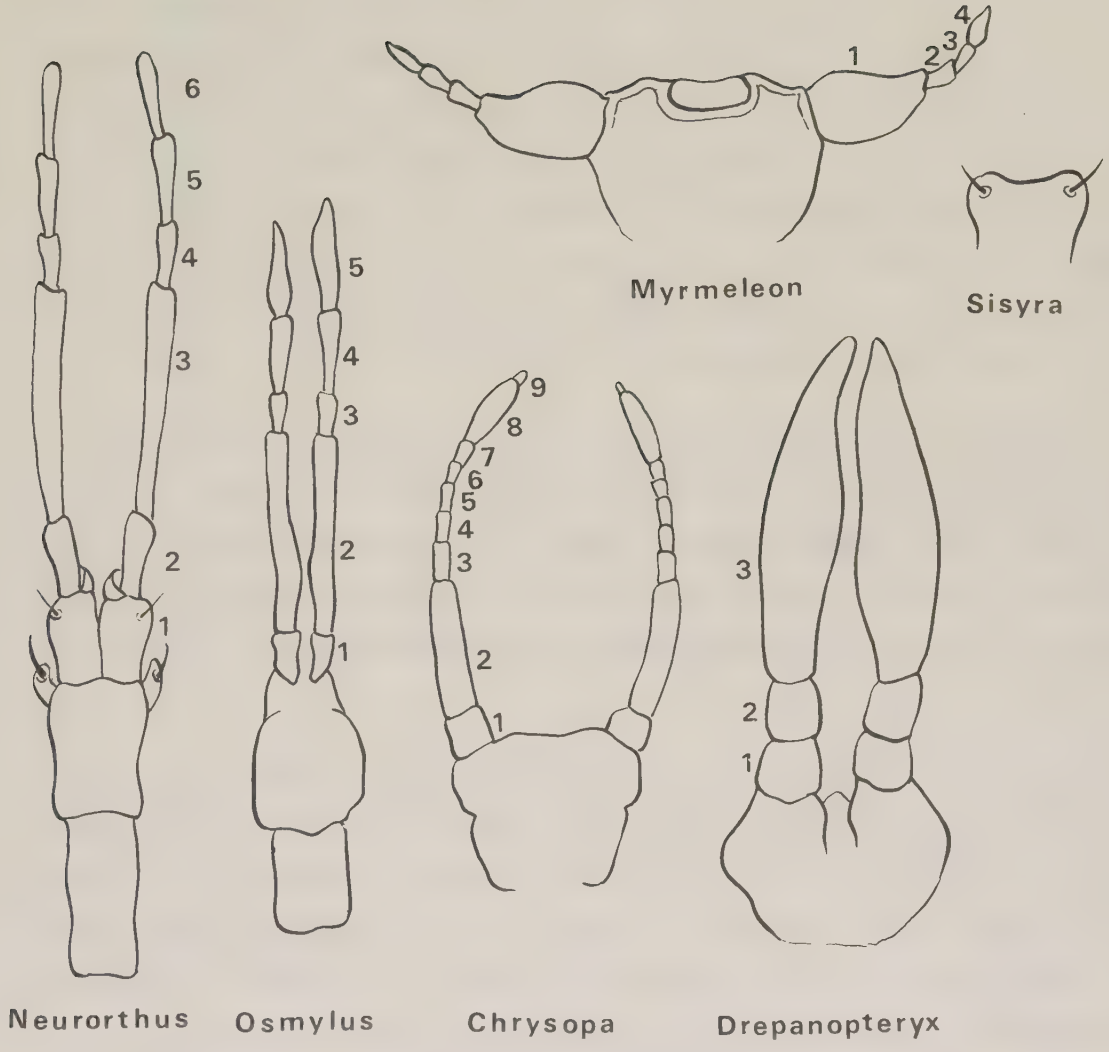


FIGURE 24. - Les palpes labiaux de quelques larves de Planipennes.

Son aspect chez le Neurorthus nous inclinerait à penser que l'hypothèse de sa formation par délamination est la plus vraisemblable. Mais chez le Drepanopteryx et l'Osmyle (fig. 16 B et 21 D et E) la glande n'est pas aussi massive et se prolonge à l'intérieur du bord interne de la maxille en une épaisse couche cellulaire. Enfin cette structure atteint son maximum de développement chez le Neurorthus qui possède seulement cette longue couche cellulaire qui traverse la maxille et semble déverser sa sécrétion dans une vaste poche latérale qui communique avec le canal venimeux largement ouvert à sa base par délamination de sa paroi inférieure (fig. 18 D).

On reste peu renseigné sur la nature réelle de cette glande venimeuse et sur sa fonction. Le fait qu'elle manque (ainsi que le canal) chez la Sisyre laisse supposer qu'elle joue vraisemblablement un rôle lors de la capture des proies, et que ses sécrétions viennent se mêler à celles qui proviennent des glandes maxillo-mandibulaires dont il sera fait état plus loin.

Il faut enfin signaler l'existence dans la maxille d'une autre glande décrite pour la première fois par WUNDT chez l'Osmyle puis revue par ROUSSET chez diverses espèces. Cette glande dite "latérale" (WUNDT) que nous dénommons "glande cavitaire"(g.cav.) apparaît comme une vaste cavité qui s'étend en position externe aux côtés de la glande à venin. D'après ROUSSET la paroi de cette cavité serait recouverte de gouttelettes de sécrétions eosinophiles. Nous avons revu une telle cavité chez Chrysopa (fig. 13 D), Drepanopteryx (fig. 16 B), Myrmeleon (fig. 20 E) et Osmylus (fig. 21 E) mais nous nous demandons s'il s'agit bien d'une véritable glande ! Nous n'avons pas pu la voir chez Sisyra. De toutes façons, son rôle reste complètement mystérieux. Son ouverture vers l'extérieur vue par WUNDT chez Osmylus et par ROUSSET chez Coniopteryx nous semble bien incertaine, chez l'Osmylus et n'existe certainement pas chez les autres espèces étudiées ici.

D - Les muscles maxillaires, leur rôle

Il existe également à la base de la maxille et dans son épaisseur un ensemble de faisceaux musculaires dorso-ventraux très visibles sur les figu-

res 13 C et D, 16 B et C, 18 D, 20 C, D et E, 21 D et E. WUNDT a reconnu deux muscles (M 8 et M 9) qui ont été revus par ROUSSET. Ils constituent le "muscle basal (ou proximal) du stylet" et le "muscle distal du stylet" (styp. et styd. de ROUSSET). Nous les avons observés chez toutes les espèces étudiées ici à l'exception de la Sisyre qui en semble dépourvue. Ces muscles se présentent sous la forme de 5 ou 6 gros faisceaux musculaires qui s'insèrent ventralement sur la face inférieure de la maxille et dorsalement sur sa face supérieure. Les faisceaux placés à la base de la maxille s'insèrent sur la face inférieure de la poche réceptrice (fig. 20 D et E) ou même, du début du canal venimeux, mais les faisceaux qui sont situés en position plus distale s'insèrent sur le plancher du canal alimentaire lui-même (fig. 13 C et D, 16 C et 18 D). Entre les deux, certains faisceaux s'insèrent à la fois sur ces deux éléments (fig. 20 C, 21 E).

On s'est bien souvent demandé quel était le rôle de ces muscles. D'après ROUSSET, qui les a observés chez les Coniopterigidés, ils n'auraient aucun rôle dans la succion des aliments, car chez ces espèces l'insertion se fait exclusivement sur la face inférieure de la "lame dorsale" (c'est-à-dire notre "poche réceptrice"). Chez les espèces que nous avons étudiées, au contraire, l'insertion dorsale se fait aussi bien sur la face inférieure de la poche réceptrice, que sur le plancher du canal alimentaire. Nous pensons donc avec WUNDT que ces muscles agissent aussi bien dans la succion que dans l'émission des sécrétions venimeuses et nous proposons pour leur fonctionnement l'explication suivante. La contraction de ces muscles a une triple action :

- abaissement du plancher du canal alimentaire
- abaissement du plancher de la poche réceptrice du venin (ce qui provoque son agrandissement)
- augmentation de la pression à l'intérieur de la cavité interne de la maxille.

Cette dernière action d'augmentation de la pression qui s'exerce sur les glandes venimeuses doit jouer un rôle important dans l'écoulement des sécré-

tions venimeuses dont l'arrivée dans la poche réceptrice est facilitée par la dilatation de sa paroi inférieure. Dans cette optique on pourrait concevoir que le rôle de la "glande latérale" de WUNDT serait purement mécanique et s'exercerait à la manière d'un ballon gonflé de liquide. Le venin accumulé dans la poche réceptrice est ensuite repoussé à l'extrémité apicale du canal par le simple jeu d'élasticité de la paroi ventrale de la poche réceptrice qui reprend sa position normale lors du relachement du muscle. Enfin l'abaissement du plancher du canal alimentaire joue certainement un rôle dans la succion.

Nous pensons donc que les muscles maxillaires interviennent à la fois dans la succion et dans l'émission des sécrétions des glandes venimeuses.

3°) - LE LABIUM

Le labium ou lèvre inférieure est un organe impair résultant (selon l'interprétation classique) de la fusion des secondes maxilles. Or le labium des larves de Planipennes a une constitution très variable selon les espèces et son interprétation a déjà donné lieu aux plus grandes divergences de vues. Il est formé, en principe, sur la face ventrale, d'un mentum (appelé également prémentum ou prélabium) qui porte les palpes labiaux (car on n'observe jamais ni glosses, ni paraglosses[1]) et d'un submentum (ou postlabium). Mais une constitution aussi typique ne peut guère être observée que chez le Neurorthus qui possède en outre, en arrière du postmentum une gula nettement délimitée (fig. 17 B).

Le labium de l'Osmyle étudié par WUNDT montre également un prémentum et un postmentum. Mais ce dernier est plus difficile à reconnaître chez Chrysopa (fig. 12 A) et est devenu pratiquement indistinct chez le Drepanopteryx et le Myrmeleon. Chez la Sisyra, le labium très régressé est réduit à un moignon.

---

(1) Il faut signaler l'existence chez le Neurorthus de deux expansions latérales placées de chaque côté de l'extrémité du mentum et qui restent inexpliquées.

Le nombre des articles des palpes labiaux est également variable d'une espèce à l'autre. Ils sont parfois insérés sur un renflement du mentum qu'on appelle "article basal" et que l'on peut considérer comme un palpiger (ex. Drepanopteryx fig. 15 B). Mais lorsque cet article basal est nettement séparé du mentum, il est difficile de dire s'il correspond à un palpiger ou au premier article du palpe labial. Il en est ainsi chez la Chrysope, le Neurorthus et le Myrmeleon chez lequel le premier article est beaucoup plus gros que les suivants et qui a été décrit tantôt comme un palpiger (Crampton) tantôt comme le premier article du palpe (Korn). Sans vouloir en rien résoudre, ce problème qui nous paraît secondaire, nous avons sur la figure 24 considéré comme premier article, le premier segment nettement individualisé, par simple raison de commodité. On voit sur cette figure 24 que le nombre des articles du palpe labial est extrêmement variable : il est au nombre de 6 chez Neurorthus, 5 chez Osmylus, 3 chez Drepanopteryx. Il s'élève apparemment jusqu'à 9 chez Chrysopa qui semble bien présenter de nombreuses variations selon les espèces et peut être selon les stades. Il est vrai que ROUSSET n'y voit que 3 segments , le second étant subsegmenté en plusieurs parties. Il n'est également que de 4 chez Myrmeleon. Enfin chez Sisyra fuscata, les palpes maxillaires ont complètement disparu et sont représentés seulement par deux soies situées de chaque côté du moignon labial. Le nombre des articles du palpe labial est donc extrêmement variable selon les espèces d'un même ordre, et ce caractère n'a pas l'importance qu'on a parfois voulu lui attribuer (CRAMPTON, 1921).

Mais quelque soit son développement, le labium a certainement, chez les espèces prédatrices un rôle sensoriel comme le montre le grand développement des soies sensorielles qui ne se bornent pas aux longues sensilles spinulées (photo 21 et 22 planche V) mais qui comprennent également les minuscules sensilles gustatives ou olfactives que la microscopie électronique à balayage nous a révélées à l'extrémité apicale du palpe labial : chez Myrmeleon (photo 23 et 24 planche V) qui possède des sensilles courtes et trapues et chez l'osmyle (photo 25 planche V) qui les montre, au contraire, allongées.

Le nombre des articles des palpes labiaux est également variable d'une espèce à l'autre. Ils sont parfois insérés sur un renflement du mentum qu'on appelle "article basal" et que l'on peut considérer comme un palpiger (ex. Drepanopteryx fig. 15 B). Mais lorsque cet article basal est nettement séparé du mentum, il est difficile de dire s'il correspond à un palpiger ou au premier article du palpe labial. Il en est ainsi chez la Chrysope, le Neurorthus et le Myrmeleon chez lequel le premier article est beaucoup plus gros que les suivants et qui a été décrit tantôt comme un palpiger (Crampton) tantôt comme le premier article du palpe (Korn). Sans vouloir en rien résoudre, ce problème qui nous paraît secondaire, nous avons sur la figure 24 considéré comme premier article, le premier segment nettement individualisé, par simple raison de commodité. On voit sur cette figure 24 que le nombre des articles du palpe labial est extrêmement variable : il est au nombre de 6 chez Neurorthus, 5 chez Osmylus, 3 chez Drepanopteryx. Il s'élève apparemment jusqu'à 9 chez Chrysopa qui semble bien présenter de nombreuses variations selon les espèces et peut être selon les stades. Il est vrai que ROUSSET n'y voit que 3 segments , le second étant subsegmenté en plusieurs parties. Il n'est également que de 4 chez Myrmeleon. Enfin chez Sisyra fuscata, les palpes maxillaires ont complètement disparu et sont représentés seulement par deux soies situées de chaque côté du moignon labial. Le nombre des articles du palpe labial est donc extrêmement variable selon les espèces d'un même ordre, et ce caractère n'a pas l'importance qu'on a parfois voulu lui attribuer (CRAMPTON, 1921).

Mais quelque soit son développement, le labium a certainement, chez les espèces prédatrices un rôle sensoriel comme le montre le grand développement des soies sensorielles qui ne se bornent pas aux longues sensilles spinulées (photo 21 et 22 planche V) mais qui comprennent également les minuscules sensilles gustatives ou olfactives que la microscopie électronique à balayage nous a révélées à l'extrémité apicale du palpe labial : chez Myrmeleon (photo 23 et 24 planche V) qui possède des sensilles courtes et trapues et chez l'osmyle (photo 25 planche V) qui les montre, au contraire, allongées.

Mais la paroi dorsale du labium située à l'intérieur de la bouche n'est pas moins intéressante, car elle participe avec l'hypopharynx à la coaptation prébuccale qui obture dans sa partie médiane l'atrium buccal. Cette coaptation se fait par rapprochement de l'épipharynx et de l'ensemble de l'hypopharynx et du labium dont la limite est marquée par le salivarium selon la théorie classique. Cette coaptation présente chez les différentes espèces, les aspects les plus variés qui sont étudiés en détail au cours du chapitre suivant.

Enfin le labium est parfois partagé en deux parties selon son axe de symétrie par une cloison longitudinale verticale qui a été longuement étudiée par A. ROUSSET (baguette des Coniopterygidés). Cette cloison qui manque totalement chez la Chrysope est peu développée chez l'Osmyle mais prend chez le Fourmilion une importance considérable. Elle représente une invagination médiane prémentale. Elle avait déjà été décrite par KORN chez Myrmeleon sous le nom de "cloison W". Cette cloison est remarquable parce que de chaque côté de sa surface s'insère un muscle puissant que nous appelons "muscle en éventail" (fig. 34) (qui serait selon ROUSSET l'homologue du muscle B 4 des Coniopterygidés) ; selon KORN ce serait le muscle moteur du premier article du palpe (ou palpiger).

Nous ne discuterons pas de l'homologie de ces muscles des Myrmeleonidés avec ceux des Coniopterygidés, ni de la signification morphologique du palpiger. Ces questions ont déjà été longuement débattues par A. ROUSSET. Nous voulons simplement suggérer ici que ce muscle exceptionnel par son développement joue peut être également un rôle dans l'ouverture de la fermeture de la coaptation prébuccale si perfectionnée du Fourmilion (fig. 34 et 35), chez lequel elle revêt l'aspect d'un véritable bouton pression. Cette question sera abordée au cours d'un prochain chapitre.

4°) - LES GLANDES SALIVAIRES

Sous ce nom très imprécis de glandes salivaires, il y a lieu de distinguer plusieurs organes tout à fait différents (fig. 25 A).

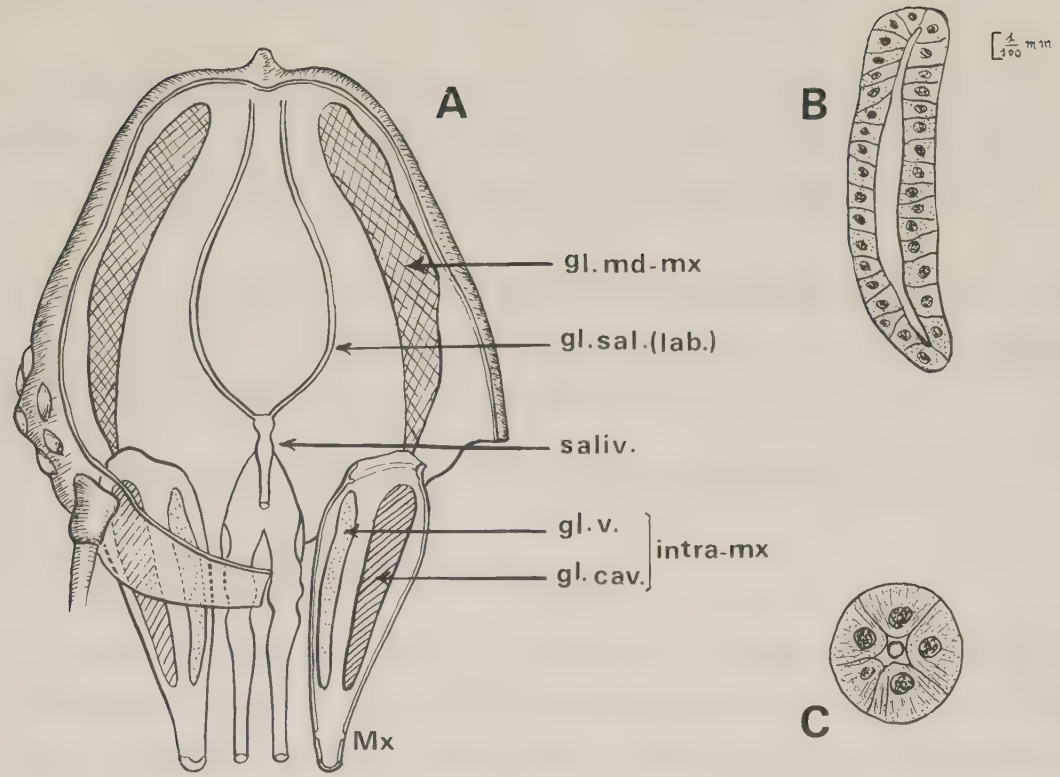


FIGURE 25. - Les glandes maxillo-mandibulaires (ou glandes céphaliques).
A : disposition des diverses glandes venimeuses dans la tête de l'Osmylus chrysops (d'après WUNDT modifié).
B : coupe transversale de la glande maxillo-mandibulaire de l'Osmyle
C : coupe transversale de la glande maxillo-mandibulaire de Myrmeleon.
Gl. cav. : glande cavitaire - gl.v. : glande venimeuse - gl.md.mx. : glande maxillo-mandibulaire - gl. sal. : glande salivaire (labiale) - saliv. : salivarium.

- Les glandes maxillaires internes décrites au paragraphe précédent comprenant la "glande à venin"(= glande médiane de WUNDT) prolongée par son canal d'évacuation et la "glande cavitaire"(= glande latérale de WUNDT) vaste cavité intramaxillaire dont le rôle reste inconnu. Ces glandes existent semble-t-il chez toutes les espèces à l'exception de la Sisyre.

- Les glandes maxillo-mandibulaires ou glandes céphaliques qui déversent leur sécrétion à la base du canal alimentaire qui les refoule dans le corps de la proie. Elles sont donc à mettre au rang des glandes venimeuses.

- Les glandes labiales ou glandes salivaires proprement dites qui aboutissent au salivarium et dont les sécrétions au contraire ne peuvent s'écouler que vers l'intérieur, dans la cavité prébuccale.

Ces deux dernières catégories sont seules étudiées ici.

A - Les glandes maxillo-mandibulaires

Elles ont été décrites sous le nom de "glandes salivaires" par LOZINSKI (1908) chez le Fourmilion et STITZ (1939) et DAVID (1936) chez l'Osmyle. Elles ont été appelées "glandes céphaliques" (Kopfdrüse) par WUNDT parce que chez cette dernière espèce, elles sont logées en totalité dans la capsule céphalique. Cependant cet auteur l'appelle aussi "Md-Mx-drüse" pour indiquer son origine mixte du point de vue métamérique, car elle débouche à la base de ces deux appendices. ROUSSET au contraire lui attribue une origine exclusivement maxillaire. D'après ce même auteur, elle manque chez Coniopteryx pigmea mais on la trouve chez les autres Coniopterygidés : elle est même multifide dans le cas d'Aleuropteryx.

Chez toutes les espèces que nous avons étudiées ici, elle est très développée. Parfois elle s'étend au-delà de la tête dans la région prothoracique ; il en est ainsi chez Chrysopa.

Chez toutes ces espèces, elle présente toujours l'aspect très simple d'un tube plus ou moins long, clos à son extrémité distale et s'ouvrant à

son extrémité proximale à la base des stylets buccaux. Elle est formée d'une seule assise de grosses cellules et possède une intima chitineuse. Elle est particulièrement importante chez l'Osmyle (fig. 25 B) et l'hypertrophie de cet organe doit être rapprochée de l'extrême toxicité du venin de cette larve capable de foudroyer sa proie par la simple piqûre de ses stylets. On peut donc supposer que cette glande produit une substance venimeuse capable de paralyser ou de dissoudre les tissus de la proie. Mais il reste difficile de déterminer la part qui revient à cette glande et celle qui doit être attribuée à la glande intramaxillaire précédemment décrite dans la toxicité de la larve vis-à-vis de sa victime.

Chez Myrmeleon et Chrysopa au contraire cette glande est tubulaire et présente une section transversale circulaire (fig. 25 C).

Chez la Chrysope la glande maxillo-mandibulaire est longue, elle se poursuit jusque dans le thorax, mais son diamètre reste petit. Cela expliquerait la lenteur de l'action toxique de cette espèce qui n'arrive pas à tuer rapidement les Pucerons, pourtant sans défense, qu'elle capture et qui restent vivants longtemps, alors même que leur prédateur les vide de leur substance.

Enfin chez la Sisyre cette glande existe, et nous confirmons l'hypothèse de Lampe qui présentait son existence sans l'avoir trouvée, elle reste assez peu développée et est orientée verticalement. Elle s'étend de chaque côté du cibarium et se termine vers le haut au niveau du coude pharyngien.

Comme cette espèce ne possède pas de glande intramaxillaire on peut hasarder l'hypothèse selon laquelle cette dernière est bien une glande venimeuse ou paralysante, (la Sisyre n'en a que faire) tandis que la glande maxillo-mandibulaire joue plutôt un rôle dans la dissolution des tissus de la proie.

B - Les glandes labiales ou glandes salivaires proprement dites

Si les glandes salivaires des adultes de Planipennes ont été souvent étudiées (SULC 1914 et STITZ 1931) les glandes labiales des larves n'ont été vues par aucun auteur. Certes leur débouché dans la partie dorsale du labium ou "salivarium" a été décrit chez l'Osmyle par WUNDT et par ROUSSET chez la Chrysope. Le salivarium marque la limite morphologique entre le labium et l'hypopharynx. Ce salivarium se présente toujours comme une profonde invagination du tégument qui forme un pli très fortement marqué. Il est très visible sur les coupes longitudinales de Chrysopa (fig. 33) Osmylus (fig.32) Myrmeleon (fig. 35). Chez la Sisyre, il est beaucoup moins évident mais il existe vraisemblablement (fig. 37). WUNDT a décrit les deux muscles (M 18 et M 19) qui s'attachent sur le salivarium et jouent sans doute le rôle de pompe salivaire (fig. 30). Le canal salivaire impair, à son extrémité apicale, se divise bientôt en deux canaux très fins qui traversent la tête en position ventrale de chaque côté du ganglion sous-oesophagien. Ils sont particulièrement visibles chez l'Osmyle et WUNDT les a représentés, mais il reconnaît qu'il pert leur trace au-delà de la tête. Nous avons pu nous même chez la même espèce, les suivre dans le protorax, mais malgré tous nos efforts nous n'avons jamais pu identifier les glandes salivaires elles-mêmes sur les coupes histologiques. Les nombreuses dissections que nous avons faites dans ce but chez Osmylus, Chrysopa et Myrmeleon ont été toutes aussi infructueuses et nous devons malheureusement reconnaître que ces glandes gardent tout leur mystère. Nous ne souscrirons pas pour autant à la théorie de HANDLIRSCH (1936) et de FRIEDRICH (1953) selon lesquels les glandes labiales n'existent que chez les adultes dans l'ordre des Planipennes. Peut-être sont-elles réduites aux deux tubes très fins que nous avons observés, car le salivarium débouche juste au fond de la coaptation prébuccale et leur sécrétion n'a que peu de place pour s'écouler. Mais l'existence même d'un salivarium prouve leur existence. Il est également possible que nous ne savons pas les distinguer du tissu adipeux si abondant dans le thorax. Mais même dans ce dernier cas on peut supposer que leur production de salive reste peu importante.

CHAPITRE II

LA REGION PHARYNGIENNE

LE CIBARIUM ET LA POMPE ALIMENTAIRE

1°) - GENERALITES - POSITION DU GANGLION FRONTAL

Il convient tout d'abord de préciser que, pour la facilité de l'exposé, nous donnons le nom général de région pharyngienne à toute la région de la bouche et du tube digestif antérieur. Celui-ci se compose avant tout, les pièces buccales mises à part, du cibarium préoral et du pharynx qui représente le stomodeum proximal. Si l'on suit l'interprétation classique proposée par SNODGRASS, la limite entre ces deux parties (atrium préoral et pharynx) est située au niveau du ganglion frontal. Or chez les larves de Planipennes, ce dernier est toujours placé en position postérieure, juste au niveau où le tube alimentaire décrit vers le bas un coude plus ou moins marqué suivant les espèces, comme on peut s'en rendre compte en observant les coupes longitudinales (fig. 26). Ce ganglion frontal délimite donc, dans la partie antérieure, un atrium buccal ou cibarium d'une ampleur considérable qui est transformé en pompe alimentaire et joue donc un rôle de premier plan dans la prise de nourriture, tandis que la bouche, au sens morphologique du terme, est reportée beaucoup plus en arrière et n'a plus qu'un rôle secondaire. Cette bouche morphologique se trouve donc en position que l'on peut qualifier d'entotrophe. Le grand développement du Cibarium peut être considéré comme une adaptation à la prise d'une nourriture liquide et correspond à un trait général de tous les insectes suceurs. Ainsi peut-on appliquer aux larves de Planipennes la conclusion de P. PESSON : "on pourrait généraliser l'emploi du mot entotrophe en l'appliquant à la plupart des insectes suceurs auxquels il convient le plus souvent, en ce sens que ce sont des insectes à cibarium clos".

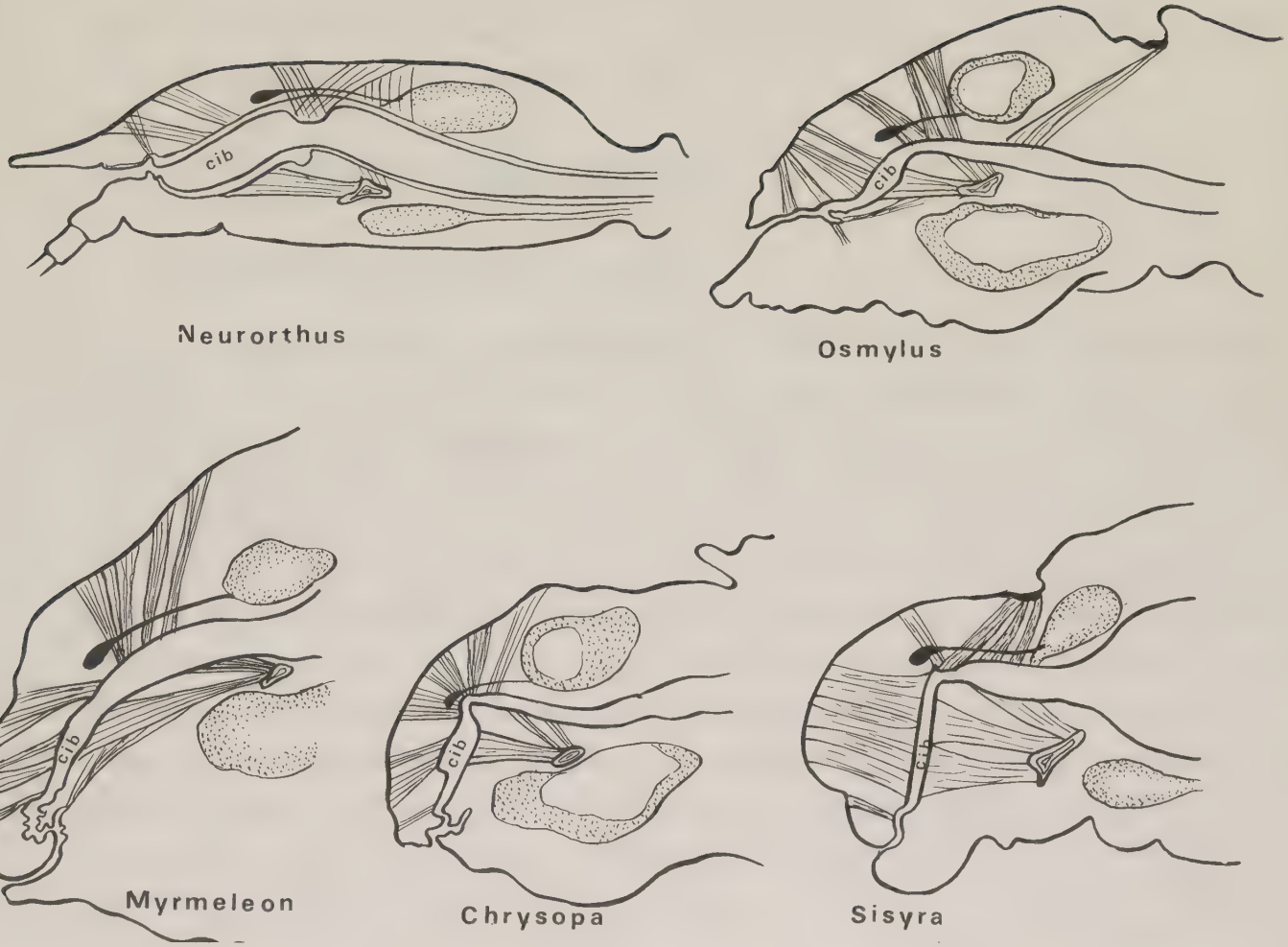


FIGURE 26. - Coupes longitudinales de la région céphalique des larves de Planipennes, pour montrer l'orientation du cibarium (cib.) chez les différentes espèces et la position du ganglion frontal (en noir).

Cette dernière condition est réalisée chez les Planipennes par la fermeture antérieure prébuccale qui résulte de la réunion de l'épipharynx et de l'hypopharynx. Cet appareil d'occlusion parfois très spécialisé reporte l'ouverture de la bouche vers deux orifices latéraux entrant en communication avec le canal alimentaire des stylets buccaux.

2°) - LE CIBARIUM ET LA POMPE ALIMENTAIRE

A - Les divers aspects du cibarium

Le cibarium peut se présenter sous l'aspect d'une très vaste poche qui revêt les formes les plus variées fig. 27. C'est certainement chez les Coniopterygidés et chez le Neurorthus qu'il présente son aspect le plus simple qu'on doit considérer comme le plus primitif. Chez les Coniopterygidés, il a la forme d'une bouteille dont le col serait plus ou moins allongé selon les espèces, si l'on s'en tient aux figures données par A. ROUSSET. Chez le Neurorthus, il nous a semblé également très allongé et peu différencié ; son diamètre n'est guère plus élevé que celui du pharynx qui lui fait suite (fig. 27 et 31). La fermeture antérieure est peu marquée mais les ouvertures latérales sont cependant bien différenciées. Il en est de même chez l'Osmyle mais le cibarium prend l'aspect d'un entonnoir. Le cibarium de Drepanopteryx a un aspect très voisin mais plus évasé encore, autant que nous puissions en juger sur les exuvies que nous avons observées. En outre, le système de coaptation nous a semblé très voisin de celui du Fourmilion. Chez le Myrmeleon, en effet les bords de l'entonnoir sont rapprochés au centre et fortement soudés l'un à l'autre par un appareil de coaptation très perfectionné décrit plus loin, de telle sorte que l'ouverture buccale est partagée en deux orifices qui sont reportés sur les côtés.

Le cibarium de la Chrysope est mince du côté pharyngien puis il s'élargit brusquement et s'étale de chaque côté de façon à se diviser en deux branches orientées perpendiculairement à l'axe du tube digestif. Le cibarium a donc l'aspect d'un T et les orifices se trouvent reportés à l'extrémité des

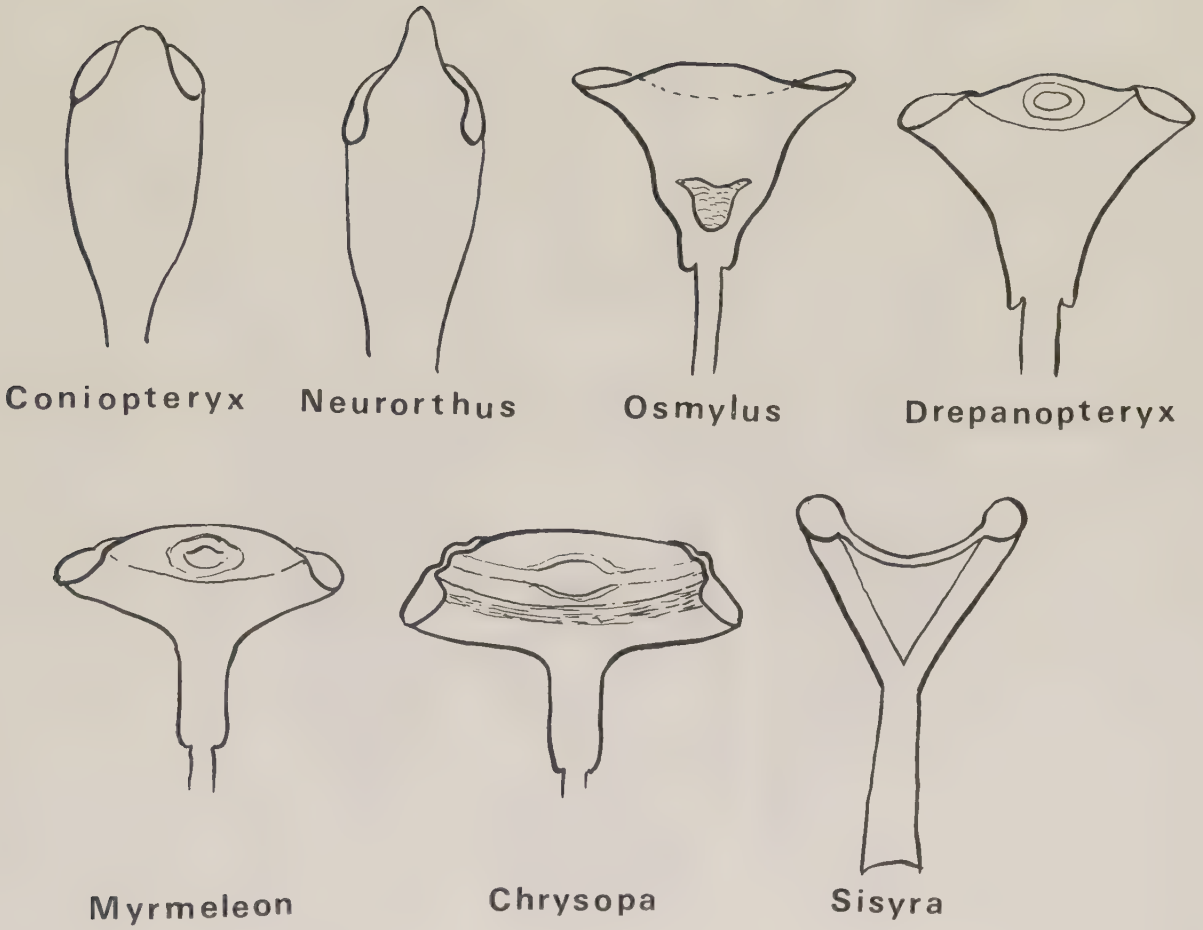


FIGURE 27. - Aspect de cibarium de quelques larves de Planipennes.

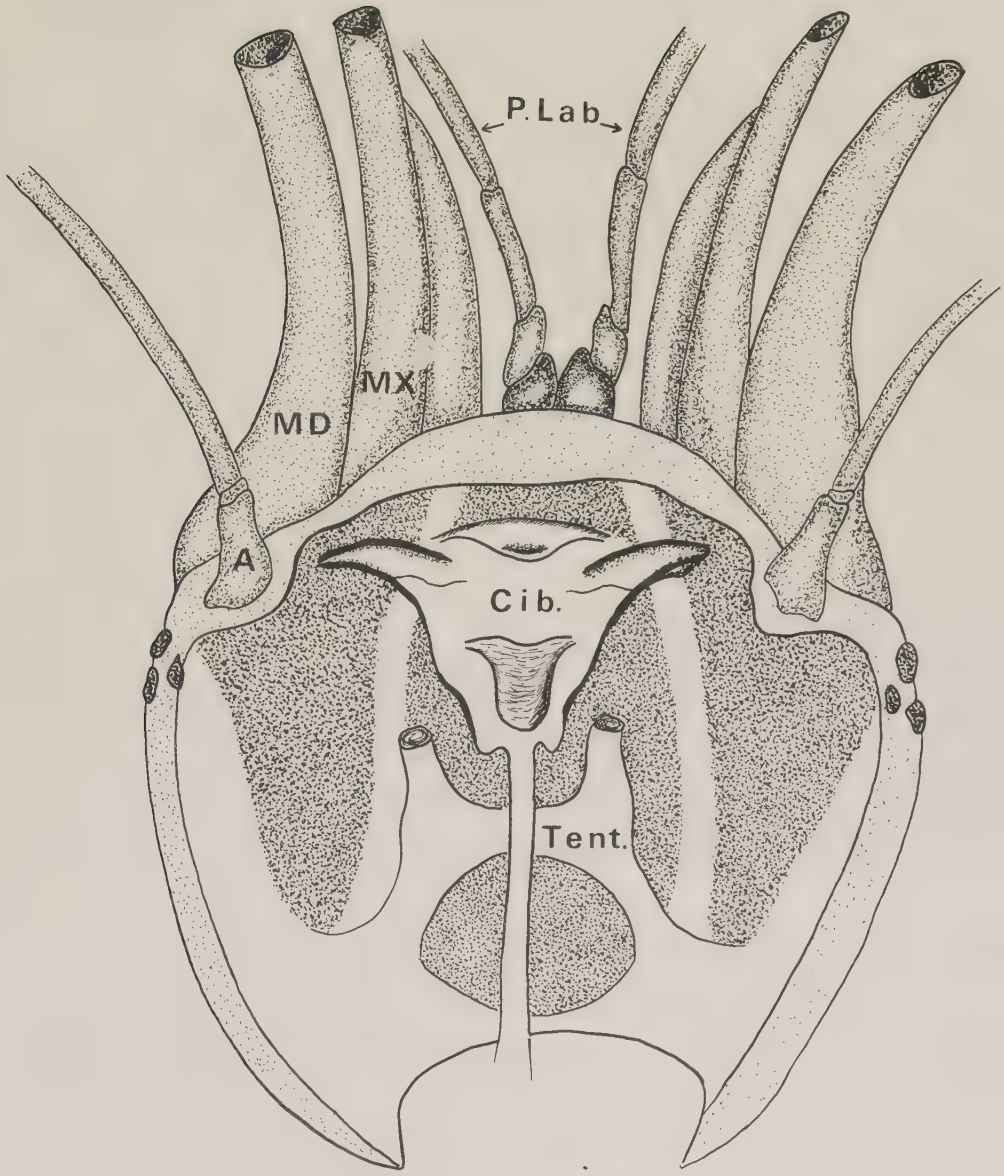


FIGURE 28. - Osmylus chrysops : Aspect du cibarium (cib) après passage de la tête et coloration au noir chlorazol B.

canaux latéraux. Dans ce cas, la coaptation prébuccale, bien que très perfectionnée est également largement répartie sur la largeur de toute la région antérieure.

Enfin le cibarium de la Sisyre a l'aspect tout à fait particulier d'un Y dont les deux branches tubulaires viennent s'ouvrir à la base des stylets buccaux (fig. 29). Mais les coupes histologiques nous ont montré que les deux branches de l'Y. fortement sclérifiées ne forment pas un tube complètement clos sur leur face interne. Elles sont reliées l'une à l'autre par une mince cavité pourvue d'un tégument très mince et peu visible sur préparation in toto mais très net sur coupes histologiques (fig. 29 A, B,C), de telle sorte que ce cibarium, en apparence anormal, dérive en fait du cibarium typique (du type Myrmeleon par exemple), par sclérification des deux bords latéraux qui se transforment en deux canaux incomplètement clos (les deux branches de l'Y). La partie triangulaire qui se trouve entre eux reste mince, et, c'est à ce niveau qu'est situé le système de coaptation qui reste fort simple. Les coupes frontales représentées sur la figure 29 rendent compte de l'aspect de ce cibarium au niveau des branches de l'Y qui correspondent, en fait, aux canaux latéraux du cibarium de la Chrysope. La tige de l'Y correspond bien entendu à la base impaire du cibarium de la Chrysope ou de l'Osmyle.

En conclusion, le cibarium des larves de Planipennes présente donc les aspects les plus variés : tubulaire (Coniopteryx, Neurorthus) triangulaire (Oxmylus, Drepanopteryx, Myrmeleon) en T (Chrysopa) ou en Y (Sisyra). Mais il dérive toujours d'un type unique correspondant à un tube plus ou moins évasé à sa partie antérieure, dont les deux bords supérieur et inférieur sont rapprochés par la coaptation prébuccale, dont la présence reporte sur les côtés l'ouverture antérieure du tube digestif. La figure 27 schématise les variations de cet organe.

B - La constitution du cibarium épipharynx et hypopharynx

Le cibarium ainsi décrit se compose d'une partie dorsale qui correspond à l'épipharynx et d'une partie ventrale, inférieure, qui correspond à l'hy-

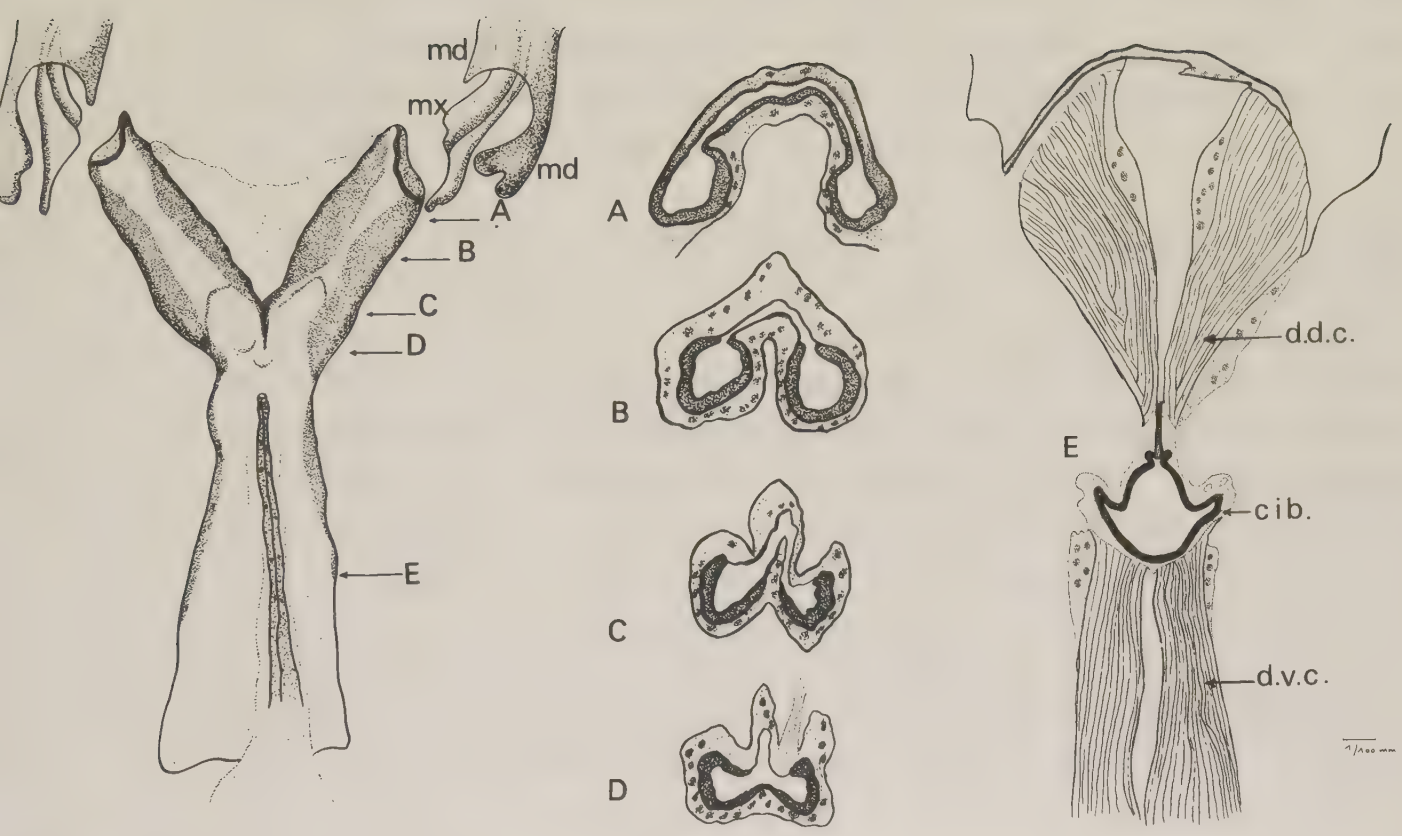


FIGURE 29. - Le Cibarium de Sisyra fuscata

- à gauche : aspect du cibarium après traitement à la potasse, pour montrer son aspect en Y et ses relations avec les stylets buccaux.
- A.B.C.D.E. Coupes transversales du cibarium, aux différents niveaux indiqués sur la figure précédente.
- Les coupes A,B,C des deux branches de l'Y mettent en évidence.l'existence une communication entre elles-deux.
- La figure E correspond à la pompe alimentaire actionnée par les muscles dilatateurs dorsaux du cibarium (d.d.c.), auxquels s'opposent les muscles dilatateurs ventraux du cibarium (d.v.c.).

Il faut remarquer que ces coupes transversales du cibarium s'observent sur les coupes longitudinales frontales de la larve.

popharynx. Mais la limite entre ces deux zones est difficile à préciser. Pour WUNDT qui a étudié cette question chez l'Osmyle, l'épipharynx ne s'étend pas seulement dans la région médiane, mais aussi latéralement jusqu'à la limite de l'hypopharynx. Ce dernier s'étendrait sur toute la partie ventrale, et la limite entre les deux sclérites se situerait sur le rebord latéral du cibarium en position supérieure.

Pour A. ROUSSET, au contraire, qui a étudié le cibarium de la Chrysope, la paroi de l'hypopharynx s'étend sur le côté et remonte dorsalement pour former, en fait la barre du T). Ainsi pour cet auteur, l'épipharynx se limiterait à une zone supérieure médiane, et, les deux branches du cibarium appartiendraient à l'hypopharynx, même dans leur partie supérieure. Nous ne discuterons pas ici ces questions de morphologie pure qui ne nous intéressent pas directement, si ce n'est pour définir les deux branches de l'Y de la Sisyre qui semblent correspondre exactement aux canaux latéraux du cibarium de la Chrysope, et qui selon ROUSSET aurait donc une origine hypopharyngienne. Afin d'éviter toute équivoque, nous appelerons ici les deux branches de l'Y : "branches latérales du cibarium"réservant le terme de "branche médiane"pour caractériser la partie médiane et impaire qui les prolonge vers l'arrière (c'est-à-dire, la "queue" de l'Y).

Mais le plafond et le plancher du cibarium ne présentent pas une surface plane et comprennent plusieurs zones qui se font face. L'épipharynx en effet décrit un ensemble de crêtes et de sillons qui jouent un rôle dans la coaptation prébuccale et la formation de la cavité cibariale. En partant de l'avant, on rencontrera ainsi (fig. 30) : un sillon antérieur (S.1) qui fait face au labium ; il est suivi d'une crête qui ferme le salivarium (cr. 1) ; on trouve ensuite en second sillon (S.2) dont la paroi est parfois différenciée en "sclérite épipharyngien" ; ce sillon est parfois profond et forme la partie essentielle de la coaptation prébuccale, car il reçoit le bouton hypopharyngien. Une deuxième crête (cr. 2) sépare ce dernier sclérite de la cavité cibariale. Le plafond du cibarium est en effet formé par un troisième sillon (S. 3) qui est pourvu de nombreux muscles, et, est de ce fait, le plus important.

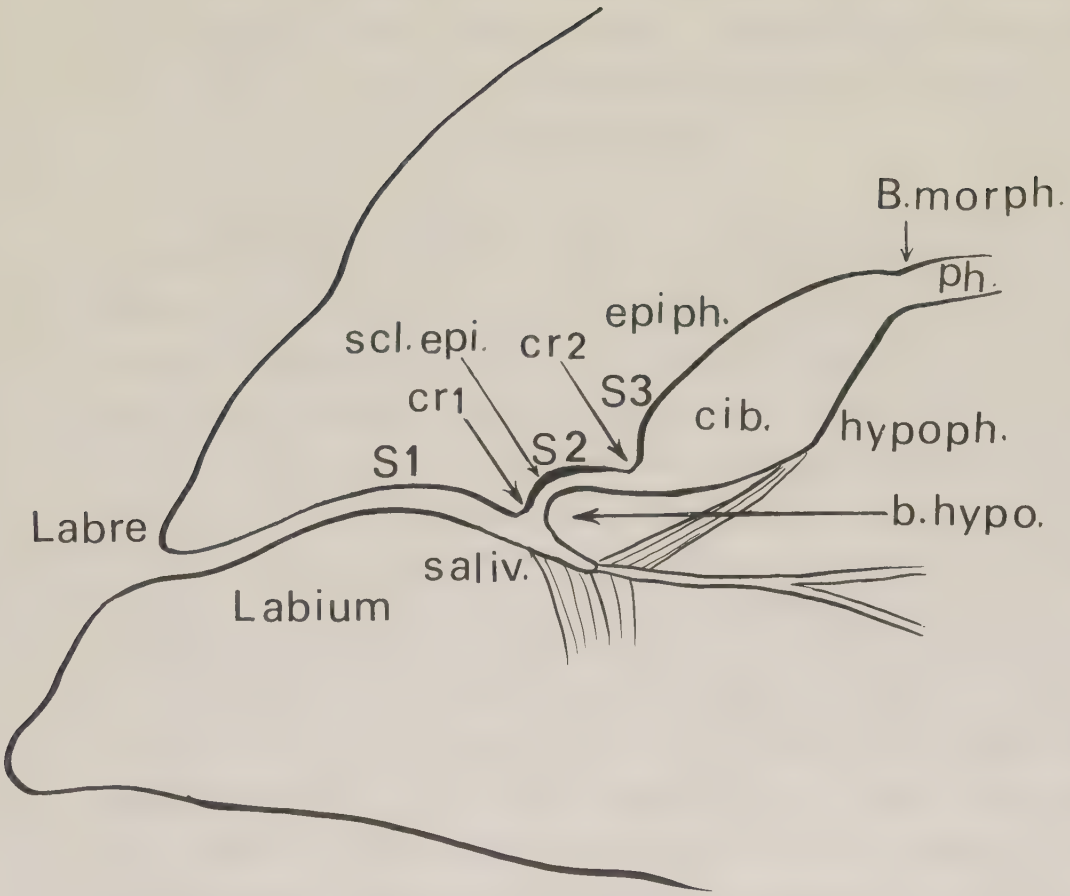


FIGURE 30. - Schéma théorique du cibarium des larves de Planipennes. Coupe longitudinale sagittale d'après WUNDT (modifié). Explication dans le texte.

En regard de ces crêtes et sclérites, on trouve d'autres formations appartenant au labium et à l'hypopharynx. Toute la partie antérieure, opposée au premier sillon (S. 1) correspond en effet à la zone dorsale du labium dont la limite postérieure est marquée par le salivarium. Le plancher du cibarium est donc constituée par l'hypopharynx qui peut être divisé en deux parties : le bouton hypopharyngien (b.hypo.fig. 30) et le plancher du cibarium qui le prolonge postérieurement.

On peut enfin noter ici, que l'angle que le cibarium fait avec l'axe du tube digestif (pharynx et oesophage) varie suivant les espèces comme on le voit sur la figure 26. Cet angle est très faible chez le Neurorthus, caractérisé comme nous l'avons déjà mentionné dans le premier chapitre par sa position franchement prognathe de toute la tête. Il n'est guère plus prononcé chez l'Osmyle, mais est déjà plus marqué chez le Fourmilion. Il devient important chez la Chrysope, mais c'est chez la Sisyre qu'il est le plus accentué. Chez cette espèce en effet, le cibarium est orienté presque à angle droit par rapport au pharynx. L'Y se trouve donc presque à la verticale (en position renversée, avec les deux branches latérales dirigées vers le bas), de telle sorte qu'en histologie, les coupes frontales du cibarium sont visibles sur les coupes transversales de l'insecte. Pour obtenir des coupes transversales de l'Y, on doit avoir recours à des coupes longitudinales frontales de l'insecte. Cette orientation verticale du cibarium de la Sisyre est en relation avec la position apparemment orthognathe de la tête de cette espèce déjà signalée plus haut.

Dans tous les cas observés, l'angle du pharynx et du cibarium correspond à la position exacte du ganglion frontal comme nous l'avons mentionné plus haut.

C - La pompe alimentaire

Elle est formée avant tout par le cibarium dont le plafond et le plancher sont pourvus d'une très riche musculature qui est complétée par les nombreux muscles qui s'insèrent sur le pharynx

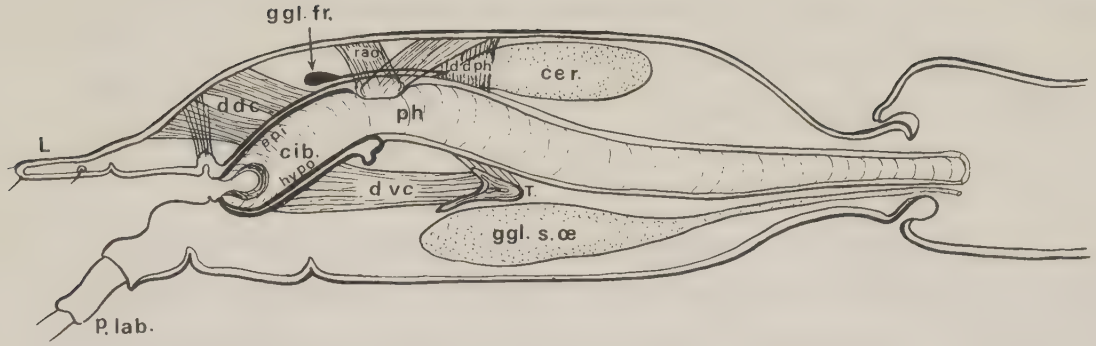


FIGURE 31. - Neurorthus fallax : section longitudinale de la tête.

cer : cerveau - cib : cibarium - d.d.c : muscles dilatateurs dorsaux du cibarium - d.v.c. : muscles dilatateurs ventraux au cibarium - d.d.ph : muscles dilatateurs dorsaux du pharynx - epi : epipharynx - hypo : hypopharynx - ggl.fr : ganglion frontal - ggl.s.oe : ganglion sous-oesophagien - L : labre - ph : pharynx - P.lab : palpes labiaux - r.a.o. : muscle rétracteur de l'angle oral - T : tentorium.

Les muscles du cibarium peuvent être répartis en deux ensembles : les muscles dorsaux et les muscles ventraux. Parmi les muscles dorsaux, les morphologistes reconnaissent habituellement deux catégories : les plus antérieurs sont appelés : muscles compresseurs du labre. Il n'y en a que deux au maximum, souvent un seul. Ce muscle compresseur du labre prend son origine dans la région labrale et s'insère à la partie antérieure de l'épipharynx au niveau du premier sillon (S 1) ou du second (S 2) souvent même sur le sclérite épipharyngien lui-même (Osmyle, Sisyre fig. 32 et 36). Ils sont parfois très difficiles à distinguer des muscles dilatateurs dorsaux du cibarium. Le rôle de ces muscles est évoqué plus loin à propos de la coaptation antérieure et de la succion.

Dans la région postérieure du cibarium s'insèrent ensuite des muscles beaucoup plus nombreux et importants : ce sont les "muscles dilatateurs dorsaux du cibarium" (d.d.c.). Ils ont leur origine sur la capsule céphalique en un endroit correspondant au clypeus et s'insèrent sur la paroi dorsale du cibarium. Ils sont formés de très nombreux faisceaux musculaires que les morphologistes répartissent souvent en trois groupes. Ils constituent une musculature puissante qui joue un rôle essentiel dans le fonctionnement de la pompe alimentaire et donc dans la succion. Ils sont pour la plupart insérés dans la région médiane du cibarium, mais certains sont disposés plus latéralement. Il faut cependant remarquer que chez la Sisyre, ces muscles (au nombre de quatre paires) sont exclusivement insérés sur la branche médiane du cibarium (queue de l'Y) (fig. 29 E). Nous n'en avons trouvé aucun sur les deux branches latérales du cibarium qui se comportent donc uniquement en canaux passifs tandis que la branche médiane constitue à elle seule la pompe alimentaire.

Les muscles dilatateurs ventraux du cibarium s'opposent aux muscles dilatateurs dorsaux que nous venons de décrire. Ils agissent en sens contraire et complètent ainsi la pompe alimentaire. Ce sont de puissants faisceaux musculaires qui prennent naissance sur le tentorium et s'insèrent sur le plancher du cibarium (hypopharynx). Ils présentent ainsi un aspect en éventail et ont dans la succion un rôle aussi important que leurs homologues dorsaux. On les voit très distinctement sur les figures 31 (Neurorthus) et 36 (Sisyre).

3°) - LA COAPTATION PREBUCCALE

Elle assure la fermeture de la bouche dans sa partie médiane et reporte ainsi son ouverture vers les deux orifices latéraux restés libres. Elle résulte de la réunion du plafond du cibarium, c'est-à-dire avant tout de l'épipharynx (mais parfois aussi d'une partie du labre) et de son plancher, c'est-à-dire d'une partie de l'hypopharynx et d'une partie du labium.

A - Description

Cette coaptation qui a été découverte par LOZINSKI chez le Fourmilion, a été signalée par de nombreux auteurs, mais a été bien rarement représentée et il nous est apparu qu'elle n'avait jamais été étudiée de façon comparée dans l'ensemble de l'ordre des Planipennes. L'observation de nos coupes longitudinales nous a vite persuadé qu'elle présentait chez les différentes espèces une variété jusqu'ici insoupçonnée. Cette étude a été faite avant tout sur coupes histologiques longitudinales et sur coupes épaisses (faites à la main) mais aussi par observation directe des insectes fixés ou vidés par la potasse et colorés au Noir Chlorazol B.

Nous étudierons ici ces différents aspects en partant des espèces les plus simples, chez lesquelles la fermeture se limite à un rapprochement de l'épipharynx et de l'hypopharynx qui s'appliquent étroitement l'un sur l'autre (Neurorthus - Osmylus), jusqu'aux exemples les plus évolués qui possèdent un organe extrêmement complexe correspondant à un véritable bouton pression (Fourmilion).

Le cas le plus simple se trouve chez le Neurorthus fallax qui possède un cibarium peu différencié très allongé. La tête se poursuit en avant, à sa partie supérieure, par un labre pointu (fig. 17 D) pourvu de soies (photo 28, planche VI) formant un véritable rostre très fortement sclérifié. Ce caractère très primitif, rapproche la tête de cette espèce, de celle des Coniopterygidés qui présentent un labre assez semblable.

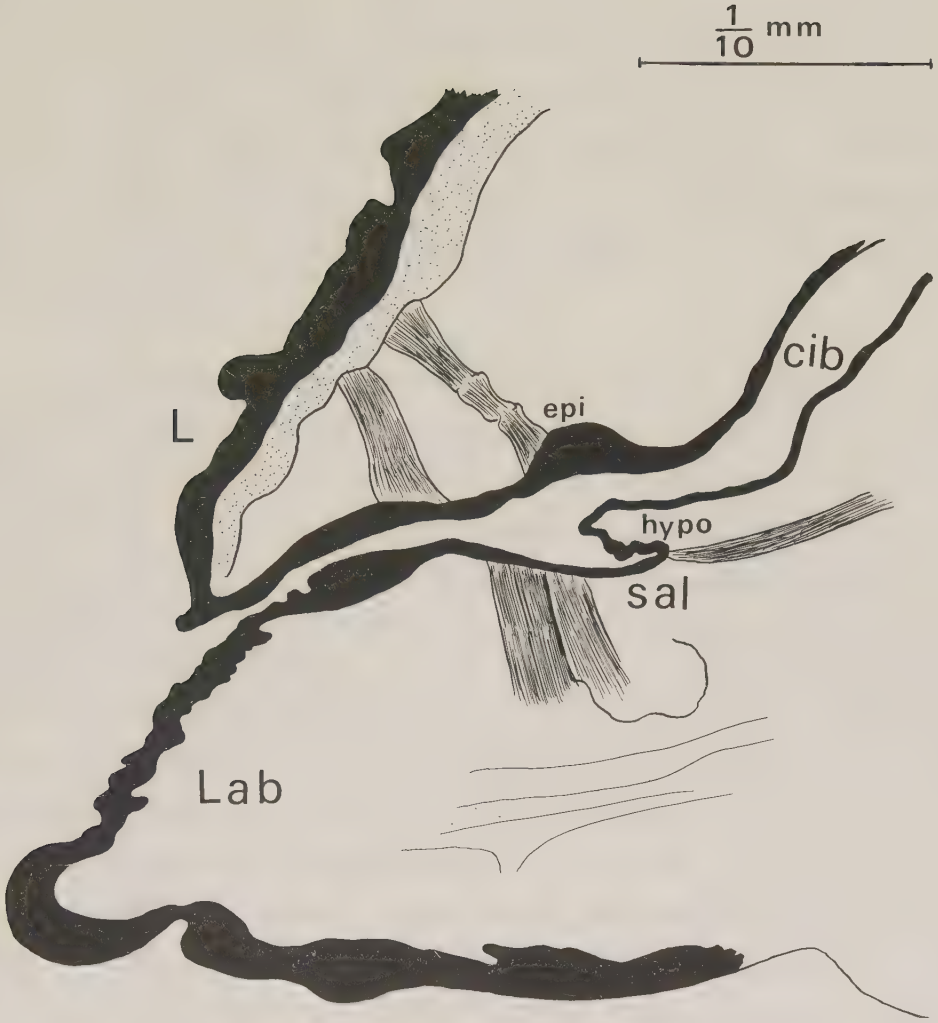


FIGURE 32. - Osmylus chrysops : coupe longitudinale sagittale de la tête au niveau de la coaptation prébuccale.
cib : cibarium - epi : epipharynx - hypo : hypopharynx - Lab. : labium - L : labre - sal. : salivarium.

La coaptation prébuccale est des plus simples chez Neurorthus : elle consiste seulement dans le rapprochement de la languette hypopharyngienne et du sclérite de l'épipharynx, tandis que la partie la plus antérieure de l'épipharynx s'applique sur la zone dorsale du prélabium (fig. 31). Bien qu'elle ne soit pas très hermétique, une telle coaptation est suffisante, car elle est compensée par une assez forte sclérification du pourtour des orifices latéraux qui sont très visibles sur des sections longitudinales épaisses (voir même figure).

La coaptation prébuccale de l'Osmyle n'est guère plus perfectionnée. Elle semble moins primitive en ce sens que le labre est très court et ne dépasse pas le labium. Il ne forme pas de rostre vers l'avant comme dans le cas précédent. Mais la coaptation par elle-même n'est pas très précise, et on doit reconnaître que le schéma qu'en donne WUNDT repris sur la figure 30, pour être théoriquement exact (et fort utile pour la compréhension du cibarium et la définition des sillons et des crêtes de l'hypopharynx) reste cependant assez loin de la réalité (fig. 32). La coaptation qui réunit le bouton hypopharyngien et le sclérite épipharyngien reste peu indiquée, et la fermeture consiste surtout en l'application étroite de la partie antérieure de l'épipharynx sur l'hypopharynx et le labium, comme l'auteur le reconnaît lui-même. Mais les deux sillons et les deux crêtes théoriques de l'épipharynx, restent très imparfaitement indiqués ; cependant le bouton hypopharyngien est bien marqué et le salivarium qui débouche dans sa partie antérieure est profondément invaginé. Les muscles salivaires sont importants.

Chez la Chrysope, l'ajustage des pièces supérieures et inférieures est beaucoup plus précis (fig. 33). Le labre se dresse et déborde légèrement sur le labium ; les sillons et les crêtes précédemment définis à propos de l'épipharynx (voir page 62), sont ici très nettement perceptibles. On trouve en effet, un premier sillon épipharyngien (S 1), qui reçoit dans sa dépression le bord antérieur du labium. Le second sillon (S 2), reçoit le bouton hypopharyngien (hypo.), qui surmonte le salivarium très profondément invaginé. Cette coaptation a été déjà représentée par A. ROUSSET qui la voit

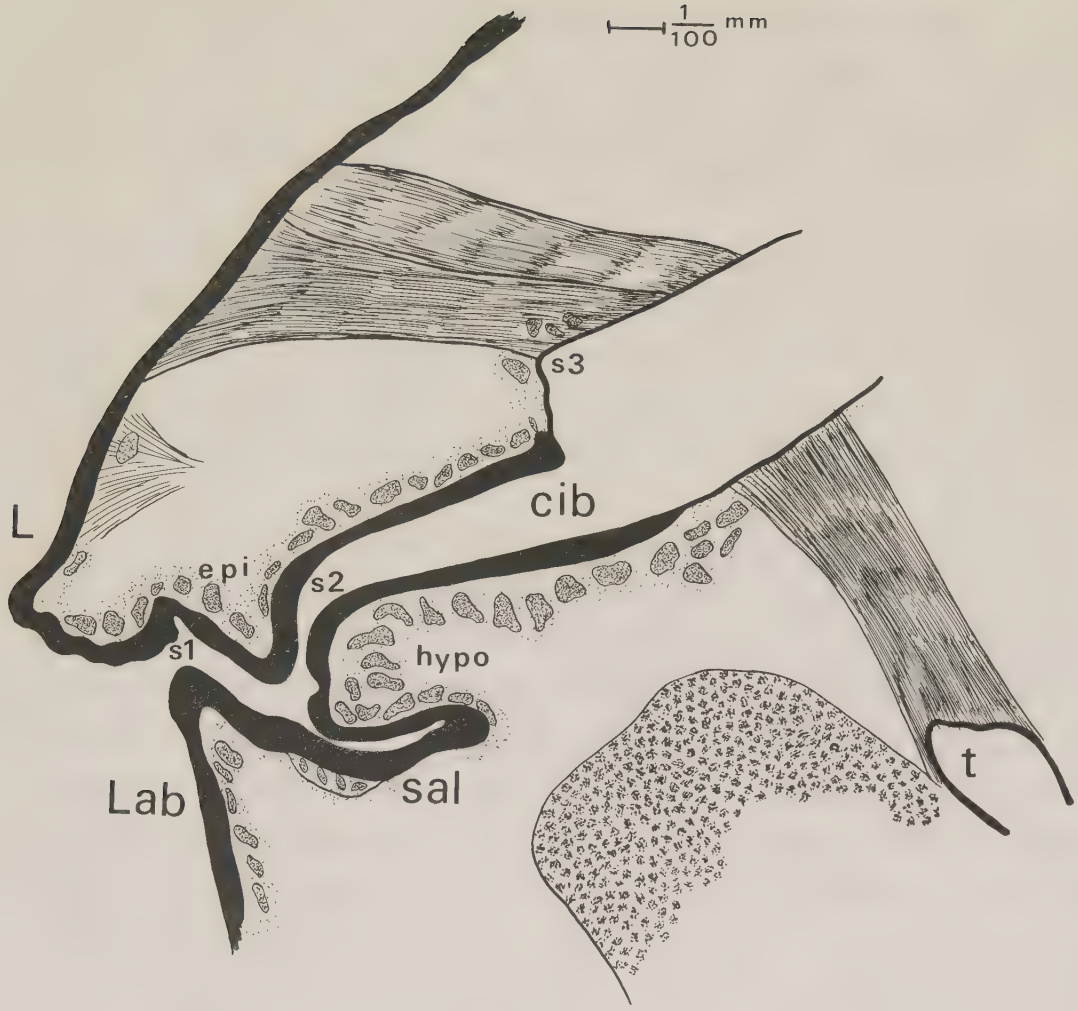


FIGURE 33. - Chrysopa carnea

Coupe longitudinale sagittale de la tête montrant la coaptation prébuccale.

cib. : cibarium - epi. : épipharynx - hypo. : hypopharynx - Lab. : labium - L : labre - Sal. : salivarium - T : tentorium.

Les sillons de l'épipharynx sont notés S_1-S_2-S_3.

et la représente étalée latéralement sur tout le bord antérieur de la tête. L'examen d'exemplaires traités à la potasse, et colorés au noir Chlorazol B, nous a cependant révélé l'existence, dans la partie médiane, d'un véritable mamelon plus profondément incurvé que sur les côtés (fig. 12 B). Nous pensons donc que la coaptation de la Chrysope correspond en réalité à un bouton pression aux rebords étalés, se prolongeant latéralement.

Le Drepanopteryx possède sans doute une coaptation très voisine, mais la rareté de cette espèce ne nous a pas permis d'obtenir de bonnes coupes longitudinales. Autant que nous puissions en juger sur les coupes transversales et sur les exuvies, il nous semble que le bouton pression est plus nettement marqué, et que ses rebords sont plus nets.

C'est certainement le Fourmilion qui possède la coaptation la plus perfectionnée. Mais les coupes longitudinales (fig. 35), malgré leur intérêt, restent insuffisantes pour la compréhension de ce système complexe qui ne peut être observé dans son ensemble que sur la dissection (fig. 34). Cette coaptation se présente comme un véritable bouton pression dont la tête est formée par l'extrémité antérieure du labre, enroulée sur elle-même vers l'intérieur et retroussée sur ses bords latéraux, qui s'insère dans une cavité complémentaire creusée dans l'épaisseur même du mentum. L'enroulement du labre détermine vers l'intérieur la formation d'une cavité épipharyngienne qui reçoit elle-même le bouton hypopharyngien (fig. 35). La coaptation prébuccale du Fourmilion comprend donc deux boutons pressions emboîtés l'un dans l'autre :

a) - Le labre qui vient s'emboîter dans la cavité labiale (b.p. 1 fig. 34 et 35).

b) - Le bouton hypopharyngien qui s'enfonce dans la cavité formée par le labre et l'épipharynx préalablement enroulés vers l'intérieur (b.p. 2 fig. 35).

La première de ces coaptations, très fortement sclérifiée, joue sans doute un rôle mécanique dans le maintien de l'oblitération prébuccale. La

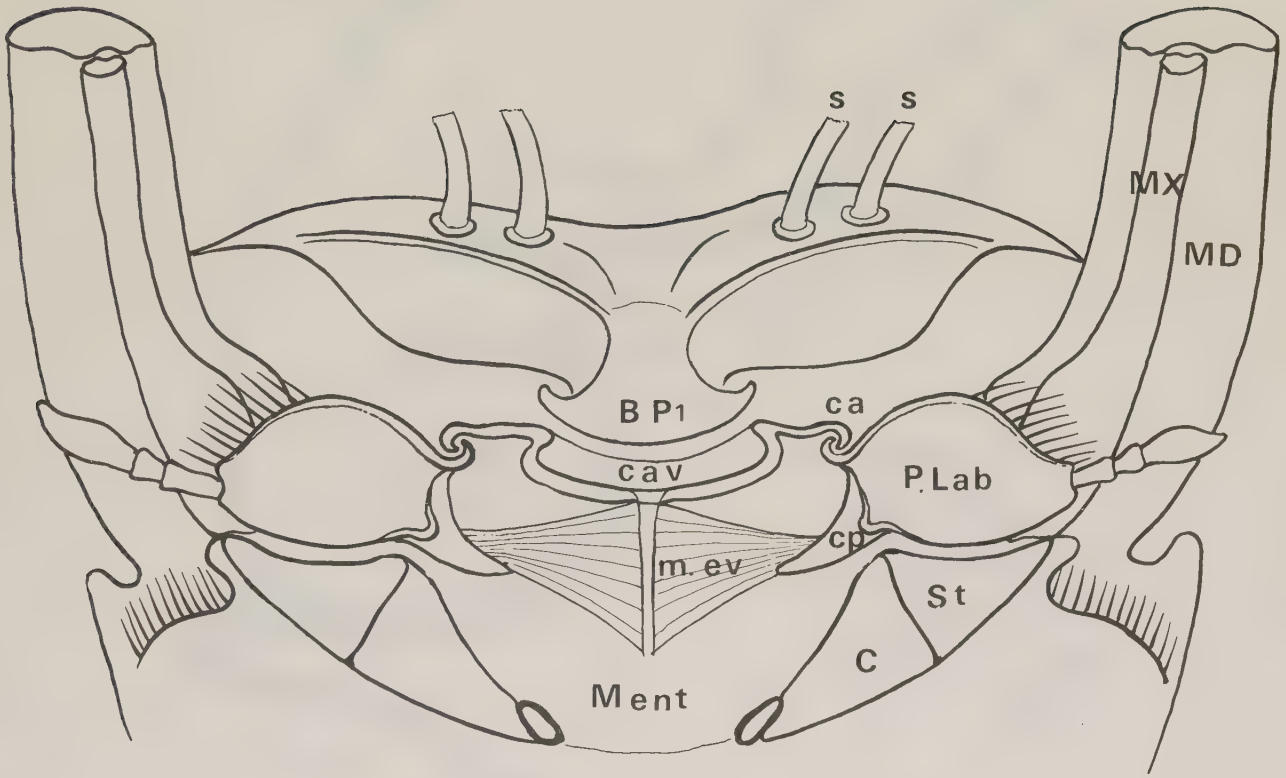


FIGURE 34. - Myrmeleon formicarius

Dissection mettant en évidence la coaptation en forme de bouton-pression (B.P.), qui s'engage dans la cavité du labium (cav.). Le muscle en éventail est noté m.ev. Les deux condyles du palpe labial (P. lab) sont notés : c.a. : (condyle antérieur en crochet) et c.p. (condyle postérieur)

Les sensilles S sont représentées en microscopie électronique à balayage sur la planche VI.

C : cardo - St : stipe.

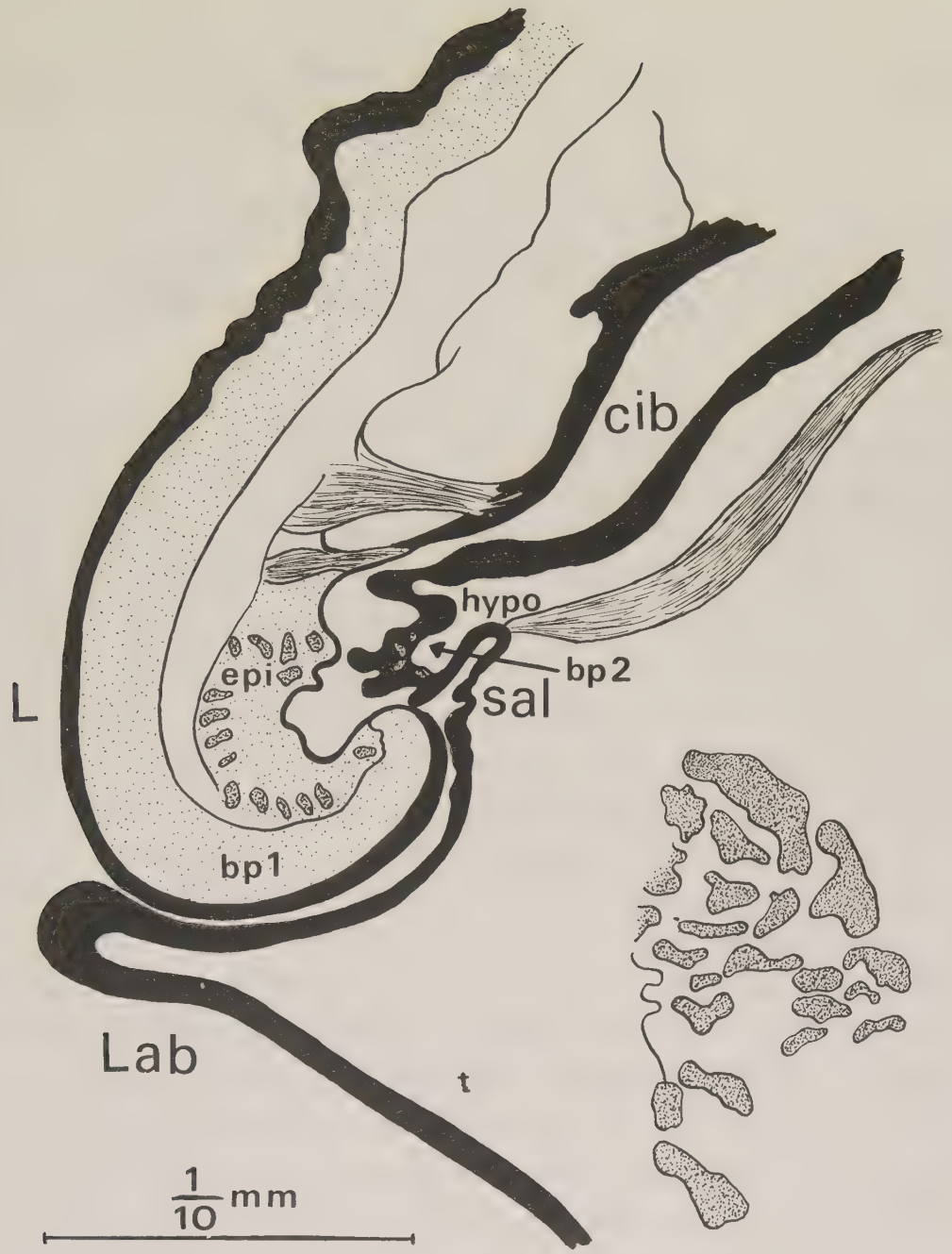


FIGURE 35. - Myrmeleon formicarius
Coupe longitudinale de la tête montrant la coaptation prébuccale.
Cib. : cibarium - épi. : épipharynx - hypo : hypopharynx - Lab : labium - L : labre.
Le 1er bouton-pression est noté ß p 1.
Le 2ème bouton-pression est noté ß p 2.

seconde, formée de tégument plus mince ne sert, sans doute, qu'à maintenir étanche ce système de fermeture.

On remarquera également que chez le Myrmeleon, le labre a une position exactement inverse de celui du Neurorthus. Tandis que chez ce dernier le labre est dirigé vers l'avant, chez le Fourmilion, il est orienté vers l'arrière.

C'est dans une position assez semblable, (également orienté en arrière), que nous trouvons le labre de la Sisyre dont la coaptation prébuccale batie sur le même plan que celle du Fourmilion, est cependant très simplifiée. L'extrémité du labre vient en effet s'insérer dans une cavité complémentaire du labium (fig. 37). Le bouton hypopharyngien qui lui fait suite est bien marqué, mais reste simple. Il vient s'emboîter dans un sillon de l'épipharynx (correspondant du S 2 typique par suite de la disparition du premier sillon). Mais si les deux aspérités s'emboîtent parfaitement l'une dans l'autre, il n'y a pas à proprement parler de bouton pression s'enfonçant de force dans une cavité aux contours rétrécis. A la base du bouton hypopharyngien, le salivarium est à peine indiqué, et nous n'avons pas observé de muscles labiaux à ce niveau. Au contraire, le muscle compresseur du labre est bien développé et vient s'insérer sur le sclérite épipharyngien. Cette coaptation prébuccale est située entre les deux branches de l'Y et sa simplification est sans doute liée à la différenciation de l'atrium buccal, en une formation tubulaire sclérifiée en forme de Y, qui rend la présence d'un appareil d'obturation moins indispensable, car les deux branches latérales du cibarium sont suffisamment étanches par elles-mêmes. Encore une fois la Sisyre nous apparaît donc comme une espèce très hautement spécialisée chez laquelle la parfaite différenciation de certains organes (cibarium) a entraîné la régression corrélative d'autres éléments anatomiques, comme la coaptation prébuccale devenue sans objet.

La comparaison des exemples qui viennent d'être décrits, nous permet donc d'établir une véritable série évolutive de complexité croissante (fig.38) qui sera caractérisée par :

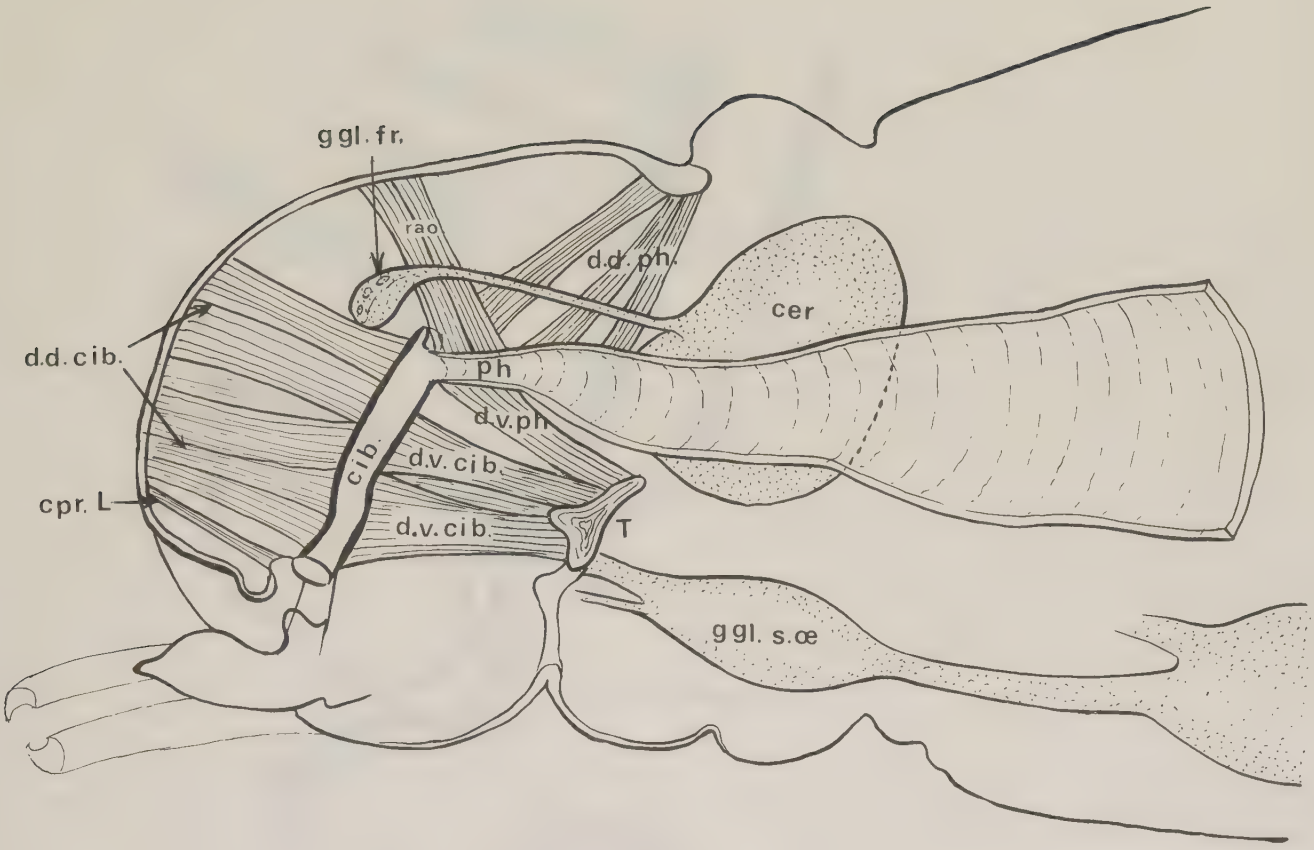


FIGURE 36. - Sisyra fuscata : section longitudinale de la tête.
Cer : cerveau - cib : cibarium - c.p.r.L : muscles compresseurs du labre - d.d.cib. : muscles dilatateurs dorsaux du cibarium - d.v.cib : muscles dilatateurs ventraux du cibarium - d.d.ph : muscles dilatateurs dorsaux du pharynx - d.v.ph : muscles dilatateurs ventraux du pharynx - ggl.fr : ganglion frontal - ggl. s. oe : ganglion sous-oesophagien - ph : pharynx - r.a.o. : muscle rétracteur de l'angle oral - T : tentorium.

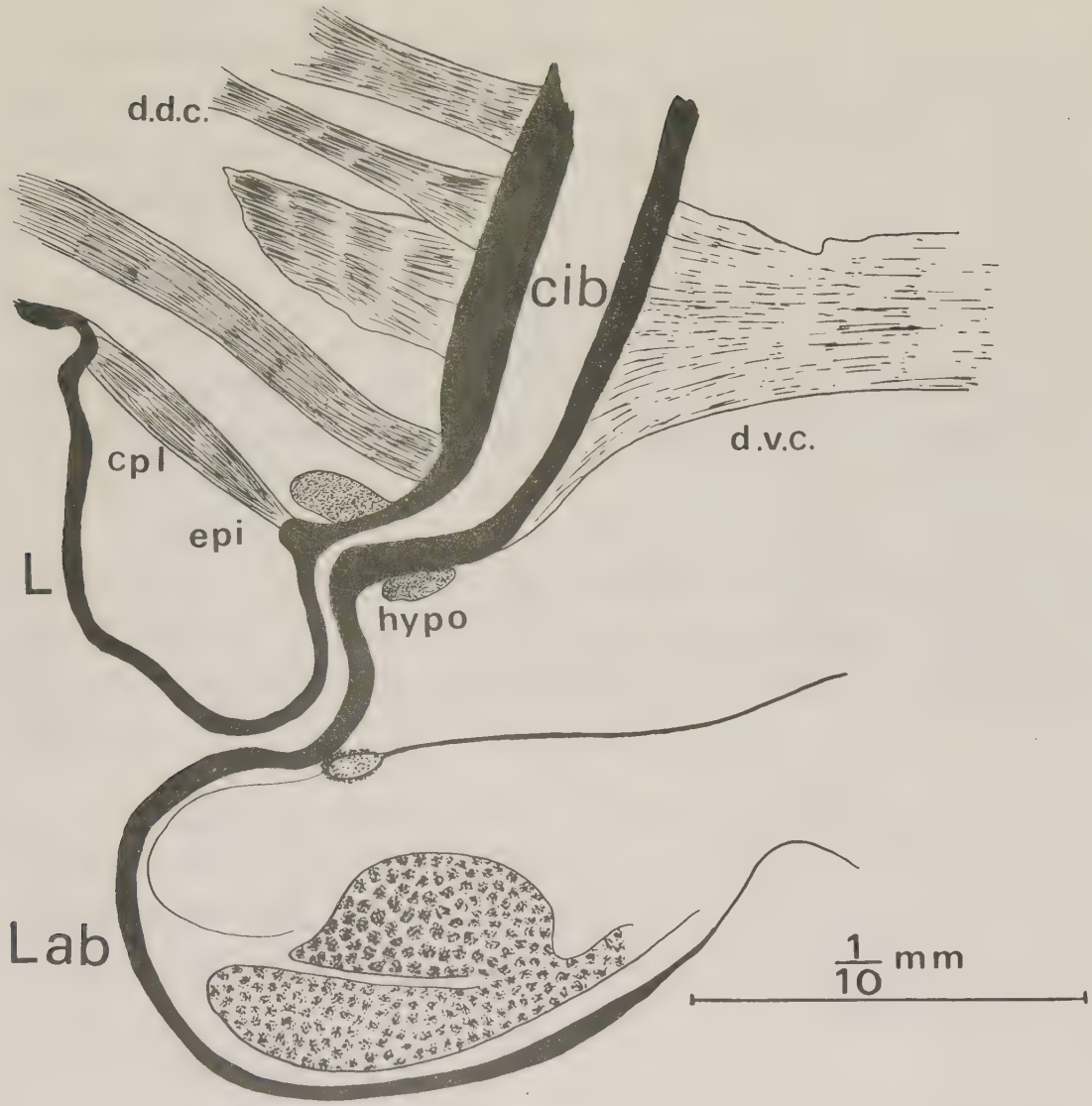


FIGURE 37. - Sisyra fuscata : coupe longitudinale de la tête au niveau de la coaptation prébuccale.
Cib. : cibarium (branche médiane) - c.p.l. : muscles compresseurs du labre - d.d.c. : muscles dilatateurs dorsaux du cibarium - d.v.c. : muscles dilatateurs ventraux du cibarium - epi : épipharynx. (au confluent des 3 branches de l'Y) - hypo : hypopharynx.

- Un redressement du labre qui se trouve en position horizontale et dirigé vers l'avant chez le Neurorthus, qui se retrouve en position oblique chez la Chrysope, puis qui se rabat en position postérieure chez le Fourmilion et la Sisyre.

- Un ajustement de plus en plus précis des crêtes et des sillons de l'épipharynx d'une part, et de l'hypopharynx et du labium d'autre part. Le plus haut degré de précision et de complexité est atteint chez le Fourmilion chez lequel nous décrivons un double système de boutons pressions emboîtés l'un dans l'autre.

- L'adjonction, à la coaptation, de l'extrémité du labre qui n'intervient pas chez les espèces les plus simples comme le Neurorthus ou l'Osmyle, mais qui après son redressement et son enroulement, participe à la coaptation chez Myrmeleon et Sisyra.

- La simplification secondaire de la coaptation de la Sisyre construite sur le même plan que celle du Fourmilion, mais singulièrement régressée. Cette simplification nous semble liée à la sclérification et surtout à la haute spécialisation du cibarium de cette espèce.

B - Fonctionnement

Un système de coaptation aussi perfectionné pose certains problèmes au sujet de son fonctionnement. Trois questions principales surgissent :

- Quand la coaptation prébuccale se ferme-t-elle ou s'ouvre-t-elle ?
- Quel est le rôle du salivarium qui débouche en son milieu ?
- Quel est le rôle des muscles qui l'entourent ?

a) - Ouverture et fermeture de la coaptation

Le rôle de la coaptation est d'assurer la fermeture de la bouche dans sa région antérieure, et de reporter celle-ci sur les deux côtés, juste en

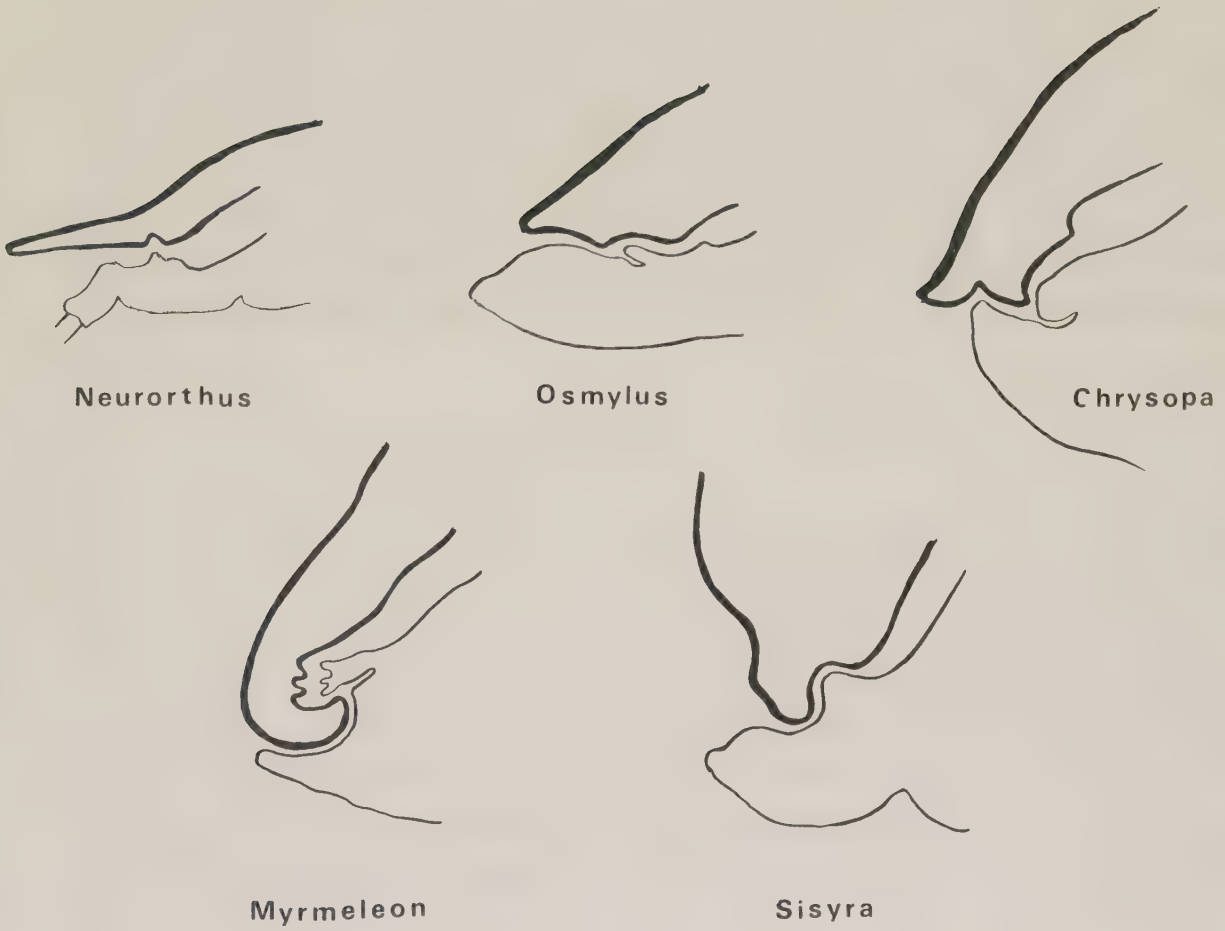


FIGURE 38. - Schéma de l'évolution de la coaptation prébuccale chez les larves de Planipennes.
Le labre et l'épipharynx sont figurés en traits épais.
Le labium et l'hypopharynx sont figurés en traits minces.

face du canal alimentaire des stylets buccaux, ce qui permet la succion.

Il est donc évident que la coaptation reste constamment fermée et qu'elle ne s'ouvre qu'au moment de la mue pour laisser le passage de l'exuvie du cibarium (comme on peut le constater sur la figure 15 représentant l'exuvie de la tête du Drepanopteryx). Il est donc vraisemblable que la coaptation prébuccale se met en place aussitôt après la mue, qu'elle reste fermée pendant toute la durée du stade larvaire. Elle ne s'ouvre qu'une seule fois, juste avant chaque mue. Il est donc nécessaire que l'insecte ait la possibilité d'ouvrir cette coaptation par le jeu de muscles appropriés.

b) - Rôle du salivarium

L'emplacement du salivarium peut paraître étrange à plus d'un titre. Il s'ouvre en effet juste au milieu de la coaptation prébuccale,et on conçoit mal qu'un orifice ainsi placé, puisse permettre l'écoulement d'un liquide abondant jouant un rôle important dans la déglutition ou la digestion des aliments. L'écoulement de la salive ne peut se faire que vers l'arrière, dans la cavité buccale, et le liquide salivaire ne peut être considéré comme un produit venimeux. Il perd ainsi de son importance chez un insecte qui n'absorbe guère que des liquides déjà prédigérés. Par ailleurs, nous avons déjà vu précédemment que les glandes salivaires labiales restent inconnues chez toutes les espèces et nous avons émis l'hypothèse qu'elles sont peut-être réduites. Il nous semble même possible qu'elles soient limitées aux deux minuscules canaux qui traversent la tête. La position même de leur orifice est en faveur de cette supposition.

c) - Rôle des muscles qui s'insèrent au voisinage de la coaptation prébuccale.

Ces muscles appartiennent à deux ensembles : les muscles de la partie supérieure comprennent les muscles compresseurs du labre et parfois les pre-

miers faisceaux des muscles dilatateurs du cibarium ; les muscles de la partie inférieure se réduisent à deux muscles du salivarium (muscle inférieur et muscle supérieur). Chez l'Osmyle, WUNDT leur attribue (aux uns comme aux autres) un rôle dans l'émission de la salive et dans son écoulement dans le cibarium. D'après cet auteur, les muscles du salivarium serviraient à élargir l'ouverture du canal salivaire, ce qui provoquerait l'émission de la salive. Simultanément, les muscles compresseurs du labre, (et peut-être d'après lui le premier muscle dilatateur du cibarium), provoqueraient, par leur contraction un léger soulèvement du premier puis du second sillon épipharyngien, ce qui permettrait l'écoulement de la salive vers la cavité du cibarium. Or nous nous demandons si une telle théorie, pour séduisante qu'elle soit, rend bien compte de la réalité. Nous pensons, au contraire, que la principale qualité d'une coaptation est de rester fixe. Aussi, à notre avis, cet ensemble musculaire doit servir uniquement à permettre son ouverture au moment de la mue. Peut-être les muscles salivaires assurent-ils aussi l'écoulement de la salive à ce moment, ce qui lubrifierait la coaptation et faciliterait son décollement. Mais les muscles compresseurs du labre, ne serviraient qu'à ouvrir la dépression épipharyngienne et à la libérer du bouton hypopharyngien qui y est encastré.

Le fonctionnement de la coaptation du Fourmilion est encore plus compliqué que chez les autres espèces, en raison du double système d'occlusion qui la compose, (les deux boutons pressions emboîtés l'un dans l'autre), unique chez les Planipennes. Or, il existe dans le labium de cette espèce, un muscle particulier, qui atteint un développement inconnu chez les autres espèces. C'est le muscle en éventail qui s'insère de chaque côté de la "cloison W" décrite par KORN. Ce muscle en éventail s'insère à la base du premier article du palpe (palpiger) dont il permet les mouvements. Or, étant donné le faible développement des palpes labiaux du Myrmeleon, ce muscle nous semble d'une importance tout à fait disproportionnée au travail (finalement très faible) qui lui est dévolu. Aussi en raison de sa position et de son importance (fig. 34), nous pensons que sa contraction qui provoque bien l'écartement

des palpes labiaux, entraîne également un écartement des bords de la cavité creusée dans le labium (cav. fig. 34), et permet la libération du bouton pression formé par le labre (B.P.1 fig. 34). L'examen attentif des condyles d'articulation du palpiger confirme cette interprétation : en effet si le condyle postérieur (c.p.) a la forme d'une simple rotule, le condyle antérieur (c.a.) se présente sous la forme d'un crochet dirigé vers l'extérieur qui vient s'insérer dans un crochet correspondant dirigé en sens inverse, situé sur le bord latéral du labium. Aussi, lorsqu'à la suite de la contraction du muscle en éventail, le palpiger a atteint son écartement maximum, et s'est encastré dans la cavité ménagée dans le bord du stipe, la force de la contraction déforme le cadre labial, et entraîne vers l'extérieur le rebord du labium maintenu solidaire du palpiger à sa partie antérieure grâce aux systèmes de crochets précédemment décrits. Ce mouvement produit un écartement des bords extérieurs de la cavité du bouton pression et libère le labre qui est encastré.

Le muscle en éventail, servirait donc avant tout, à notre avis, à l'ouverture du premier bouton pression (labro-labial) du Fourmilion. Bien entendu les muscles compresseurs du labre permettraient simultanément l'ouverture du second bouton pression (épihypopharyngien).

En conclusion, on peut dire que la coaptation prébuccale se met en place aussitôt après la mue, elle reste fermée pendant toute la durée du stade larvaire et s'ouvre une seule fois juste avant la mue. Cette ouverture nous semble provoquée par la contraction des muscles compresseurs du labre et (peut-être parfois des premiers muscles dilatateurs du cibarium ?) qui aident vraisemblablement à la séparation du bouton hypopharyngien. Le rôle du salivarium et de ses muscles reste incertain. La sécrétion salivaire qui doit rester faible joue peut-être un rôle de lubrification de la coaptation. Enfin chez le Fourmilion qui possède une coaptation particulièrement complexe formée de deux boutons pressions emboîtés l'un dans l'autre, nous pensons que les deux "muscles en éventail", insérés dans le labium, de chaque

côté de la "cloison W", servent avant tout à faciliter l'ouverture de la première coaptation (labro.labiale), tandis que les muscles compresseurs du labre facilitent l'ouverture de la coaptation épi-hypopharyngienne.

4°) - LE PHARYNX PROPREMENT DIT

Selon SNODGRASS, la bouche, au sens morphologique, se trouve au niveau du ganglion frontal. Chez les larves de Planipennes, en raison du grand développement du cibarium, cet emplacement se trouve situé juste au niveau du coude (plus ou moins marqué), décrit par le tube digestif antérieur.

Le pharynx est toujours orienté dans l'axe général du corps, quelque soit la position du cibarium. Il débute souvent par un tube étroit dont la section a la forme d'un croissant (fig. 39). Il prend ensuite une allure plus ou moins quadrangulaire. Il est pourvu de muscles nombreux, tous insérés en arrière du ganglion frontal. Il existe des muscles pharyngiens ventraux et des muscles pharyngiens dorsaux. Ces derniers sont généralement orientés à angle droit (ou tout au moins obliquement) par rapport aux muscles dilatateurs du cibarium. Ils se trouvent donc approximativement, perpendiculaires à l'axe général du corps, (les muscles dilatateurs du cibarium sont en effet orientés dans l'axe même du corps) (voir fig. 36 par exemple).

Dans la partie dorsale du pharynx, les morphologistes reconnaissent les muscles "rétracteurs de l'angle oral" (r.a.o.) et les muscles dilatateurs dorsaux du pharynx (d.d.ph.) en nombre plus ou moins élevé, qui s'insèrent tous sur la partie dorsale de la capsule céphalique. Les muscles "dilatateurs ventraux du pharynx" (d.v.ph.) ont leur origine sur le tentorium (fig. 36).

Tous ces muscles forment une pompe pharyngienne qui fonctionne comme une pompe aspirante dont le piston est constitué par la paroi dorsale qui s'enfonce dans la paroi ventrale (fig. 39). Leur contraction a pour effet de faire passer les aliments contenus dans le cibarium jusque dans le tube digestif proprement dit (jabot et ventricule chylifique).

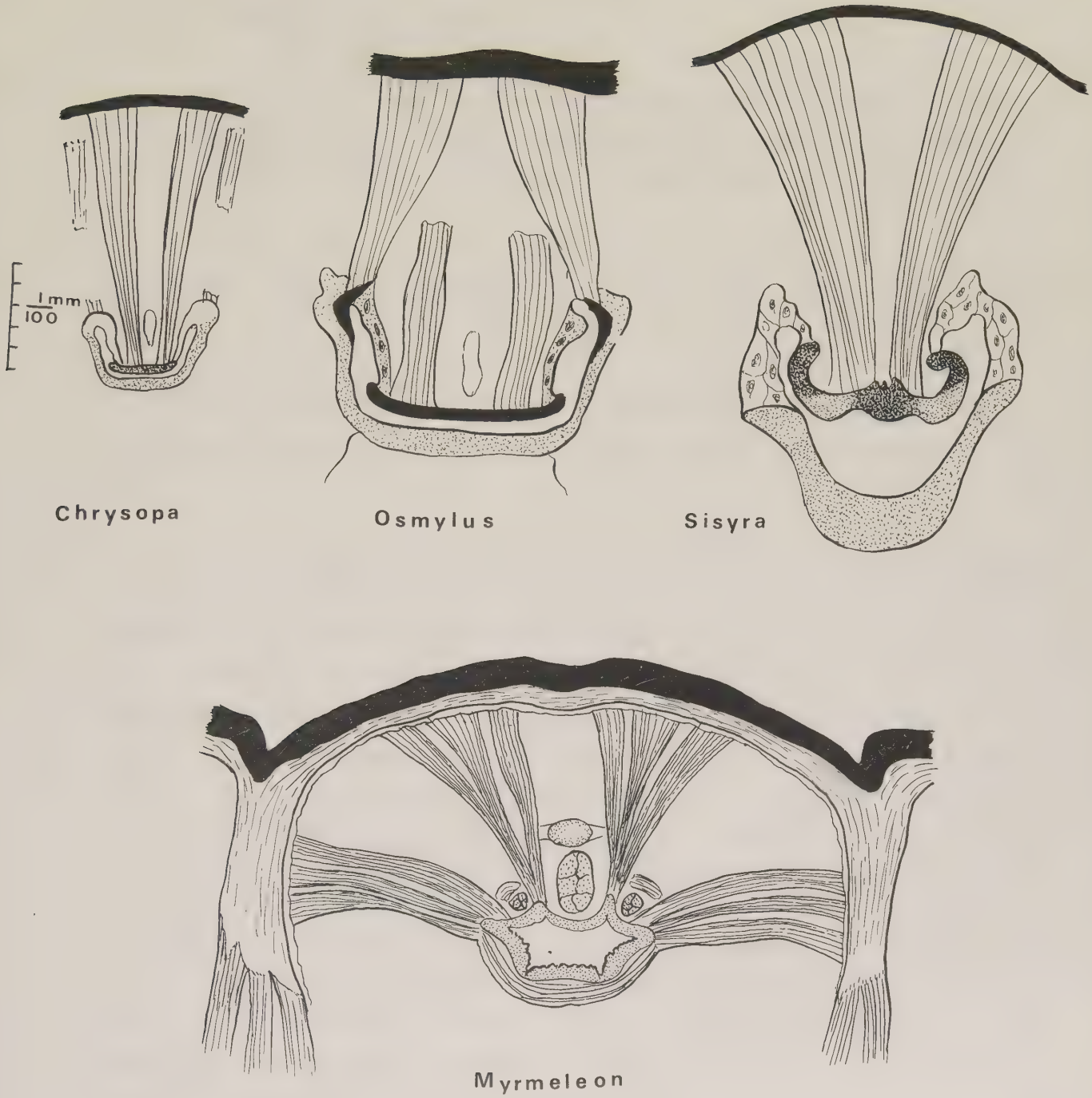


FIGURE 39. - La pompe pharyngienne de quelques larves de Planipennes. Sections transversales.

5°) - LE MECANISME DE LA SUCCION

Après avoir ainsi décrit les stylets buccaux et leur canal alimentaire ainsi que le cibarium, la pompe alimentaire et la pompe pharyngienne, on peut se demander comment fonctionne un ensemble mécanique aussi complexe.

Il est bien entendu qu'il ne saurait être question à ce sujet que de spéculations théoriques quasiment impossibles à vérifier de façon expérimentale.

WUNDT (1961) après avoir étudié en détail les pièces buccales et le tube digestif antérieur de l'Osmyle, a déjà proposé une théorie de la succion.

Selon cet auteur (page 621 à 627 de son mémoire), la succion débuterait par des mouvements de glissement longitudinal de la maxille par rapport à la mandibule. Ce mouvement serait complété par la contraction des muscles internes du stylet qui abaissent le plancher du canal alimentaire. L'action conjuguée de ces deux mouvements conduirait les liquides alimentaires jusque dans une poche membraneuse ménagée à la base des stylets (la "cavité prestomale"). Mais simultanément et indépendamment, le salivarium déverserait la sécrétion salivaire dans une poche produite au niveau de la coaptation prébuccale, par la contraction des muscles épipharyngien (M. 24a), et des muscles du salivarium (M 19 et M 18). Cette salive passerait ensuite dans le cibarium, par la contraction du muscle épipharyngien suivant (M 24b) (figures 25 a et b du mémoire de WUNDT). Les liquides alimentaires, ainsi accumulés dans la cavité prestomale seraient ensuite aspirés dans le cibarium par la contraction des muscles dilatateurs du cibarium, avant de passer dans le pharynx.

Cette hypothèse parfaitement logique quant à la succession des mouvements de la succion, ne tient pas assez compte, à notre avis, des forces à

vaincre lors de l'aspiration, et de l'importance relative des différents muscles. Il est évident, en effet, que parmi tous les muscles de ces larves, ce sont les muscles dilatateurs du cibarium qui sont les plus volumineux. Ce sont vraisemblablement eux qui jouent le rôle le plus important dans la succion. Or, selon WUNDT, ils ne serviraient qu'à faire passer les liquides de la cavité prestomale, à l'intérieur du cibarium. En revanche, l'aspiration des liquides de la proie serait assurée par les seuls muscles internes des maxilles et par les mouvements de glissement de ces dernières le long des mandibules. De tels mouvements et de tels muscles nous semblent très insuffisants pour assurer le travail le plus pénible de la succion qui consiste en l'aspiration des sucs de la proie.

Nous ne pensons donc pas que le séjour intermédiaire des liquides dans la cavité préorale (à la base des stylets) existe réellement. Les fines membranes observées par WUNDT à ce niveau, assurent, sans doute, la parfaite continuité du canal alimentaire et du cibarium, mais les liquides alimentaires n'y séjournent certainement pas. A notre avis, l'aspiration se fait en une seule fois par la contraction des muscles dilatateurs du cibarium, dont l'action est complétée par la contraction simultanée des muscles internes de la maxille qui élargissent le canal alimentaire et facilitent le passage des liquides nutritifs. Ces derniers sont ensuite aspirés dans le pharynx à la suite de la contraction des muscles de la pompe pharyngienne. Ce dernier acte de la succion correspond à une déglutition. Il faut remarquer que notre hypothèse s'appuie sur l'exemple de la Sisyre, qui ne possède pas de muscles maxillaires internes et chez laquelle la succion ne peut provenir que du cibarium lui-même, dont les mouvements sont très visibles, par transparence, chez l'insecte vivant.

Quant aux sécrétions salivaires, nous avons déjà dit précédemment pour quelles raisons, à notre avis, leur production doit rester faible. Nous pensons qu'elles ne jouent qu'un rôle secondaire, (ou même pas de rôle du tout) dans la prise de nourriture. Le contenu du corps des proies est, en effet,

dissous par digestion externe, à la suite de l'injection des liquides venimeux provenant des glandes maxillaires internes et des glandes céphaliques maxillo-mandibulaires, de telle sorte que les liquides alimentaires absorbés par la larve, sont prêts à être digérés, aussitôt après leur ingestion.

Il faut d'ailleurs remarquer à ce sujet, que c'est ce mode de nutrition, presque exclusivement liquide, qui permet sans doute aux larves de Planipennes de posséder un intestin moyen clos (vésicule chylifique). Les déchets solides qui s'y accumulent sont relativement peu importants en volume, et permettent à l'insecte d'attendre la métamorphose pour s'en débarrasser.

D E U X I E M E P A R T I E

CHAPITRE III

L'INTESTIN POSTERIEUR ET LES TUBES DE MALPIGHI

1°) - GENERALITES

Le tube digestif de toutes les larves de Planipennes est caractérisé par le fait que l'intestin moyen est clos, et ne présente aucune communication avec l'intestin postérieur. Cependant ces deux portions du tube digestif sont reliées entre elles par un mince pédicule, le cordon cellulaire plein (c.c.p.). Tous les examens histologiques effectués chez les diverses espèces concordent et prouvent bien que ce cordon est aveugle. Son épaisseur et sa longueur sont variables : très court chez la Chrysope, il est, chez le Neurorthus, beaucoup plus long et si fin qu'il est à peine visible à la dissection. L'intestin postérieur est de taille et de grosseur très variables. Chez l'Osmyle et le Drepanopteryx, son diamètre est égal à 3 ou 4 fois celui des tubes de Malpighi. Chez la Chrysope et la Sisyre il n'est guère que du double. Enfin chez le Neurorthus il est sensiblement de même taille, de telle sorte qu'à la dissection, il est extrêmement difficile à distinguer et à séparer de l'écheveau compact que forment les tubes de Malpighi. Par ailleurs, chez cette dernière espèce, comme chez la Sisyre, il décrit une boucle qui ajoute à la difficulté de la dissection.

Le tube digestif postérieur peut être divisé en trois régions : la partie tout à fait antérieure se renfle en une petite poche close antérieurement, qui reçoit tous les tubes de Malpighi. Ensuite s'étend l'intestin pos-

térieur proprement dit. Il se termine enfin par l'ampoule rectale, dont la forme et la taille varient selon les espèces : volumineuse et globuleuse chez le Fourmilion et le Chrysope, elle est longue et mince chez l'Osmyle, la Sisyre et le Neurorthus. Mais sa particularité la plus marquante est certainement "l'organe pyriforme", sorte d'invagination annulaire qui reçoit l'extrémité distale de certains tubes de Malpighi dits "cryptonéphridiés". Cet organe qui jouerait un rôle dans la régulation de l'eau est étudié en détail dans un paragraphe suivant.

Enfin les tubes de Malpighi qui assurent les fonctions excrétrices, se transforment, chez les Planipennes, à la fin de la vie larvaire en glandes séricigènes qui fabriquent la soie utilisée pour la confection du cocon de nymphose ; l'ampoule rectale assure alors, le rôle de filière. Cette fonction est également étudiée séparément.

L'intestin postérieur, les tubes de Malpighi et l'ampoule rectale n'ont guère été étudiés sérieusement que chez le Myrmeleon par LOZINSKI, qui en a donné une interprétation correcte, aujourd'hui classique. Tous les auteurs qui ont esquissé l'étude des autres espèces, n'ont jamais pu dénombrer correctement les tubes de Malpighi et leurs résultats sont tous contradictoires. Il est vrai que beaucoup d'entre eux n'ont eu à leur disposition que des échantillons fixés à l'alcool, dont les organes devenus cassants, sont presque impossibles à distinguer, surtout lorsqu'il s'agit de l'écheveau pelotonné des tubes de Malpighi.

Aussi avons-nous entrepris l'étude systématique de cette portion inconnue des tubes de Malpighi, chez toutes les espèces étudiées ici. Nous avons toujours procédé par dissection d'animaux vivants, ce qui nous a permis de compter les tubes de Malpighi des différentes espèces. Ces dissections, extrêmement délicates nécessitent un matériel abondant, et doivent être recommencées jusqu'à l'obtention d'une dissection parfaite, sans qu'aucun des tubes de Malpighi ne soit rompu. Mais l'étude de l'organe pyriforme et du cryptonéphridisme a toujours été complétée par des coupes histologiques.

En raison de la grande confusion qui règne parmi les auteurs sur ce chapitre, nous nous proposons de décrire d'abord l'anatomie du tube digestif postérieur et des tubes de Malpighi chez les différentes espèces, avant de procéder à l'étude du cryptonéphridisme, dont les variantes sont comparées à l'écologie des diverses larves.

2°) - ANATOMIE DU TUBE DIGESTIF POSTERIEUR ET DES TUBES DE MALPIGHI DES DIFFERENTES ESPECES.

A - Myrmeleon formicarius (fig. 40).

L'anatomie du tube digestif postérieur et des tubes de Malpighi de cette espèce a déjà été très bien décrite par P. LOZINSKI dès 1911, et ses observations sont restées classiques. Il reste bien peu de choses à y ajouter.

Le cordon cellulaire plein est très court chez cette espèce. Le tube digestif postérieur est long et mince. Son diamètre ne dépasse que de peu, celui des tubes de Malpighi qui l'entourent.

Les tubes de Malpighi sont au nombre de 8. Deux d'entre eux se terminent librement dans la cavité générale, les autres sont cryptonéphridiés. Les deux tubes libres sont les plus courts. Ils ont sensiblement la même longueur que l'intestin postérieur, mais n'atteignent guère que la moitié de la longueur des tubes de Malpighi cryptonéphridiés. Néanmoins, par comparaison avec ceux que l'on rencontre chez d'autres espèces comme la Chrysope chez laquelle les tubes de Malpighi libres sont atrophiés, on peut les considérer comme fort longs. Les six tubes de Malpighi cryptonéphridiés décrivent tout d'abord de nombreuses circonvolutions dans la cavité générale et autour de la vésicule chylifique, avant de converger vers l'intestin postérieur auquel ils s'accolent étroitement à partir d'un niveau situé à un peu plus du tiers inférieur de ce dernier. Enfin, ils se terminent au niveau du rectum, dans "l'organe pyriforme" qui est constitué par un

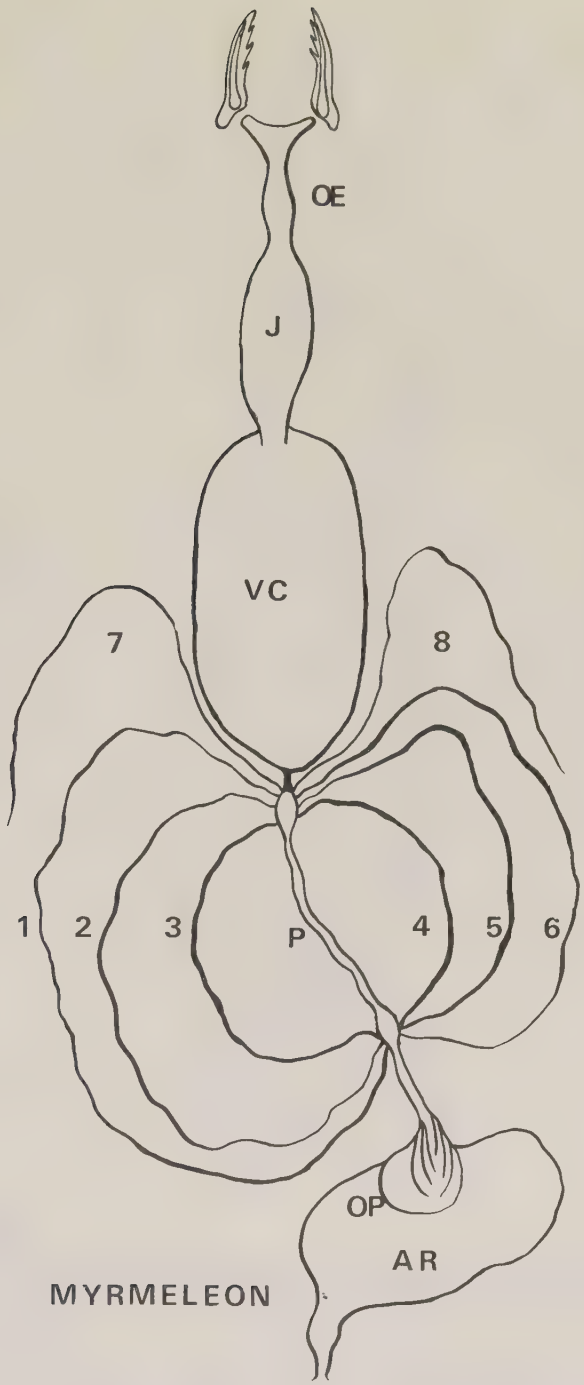


FIGURE 40. - Myrmeleon formicarius.
Schéma de la dissection du tube digestif : 6 tubes de Malpighi sont cryptonéphridiés. Les deux derniers (n°7 et 8) restent libres.
Oe : oesophage - J : jabot - v.c. : vésicule chylifique - P : intestin postérieur - O.P. : organe pyriforme - A.R. : ampoule rectale.

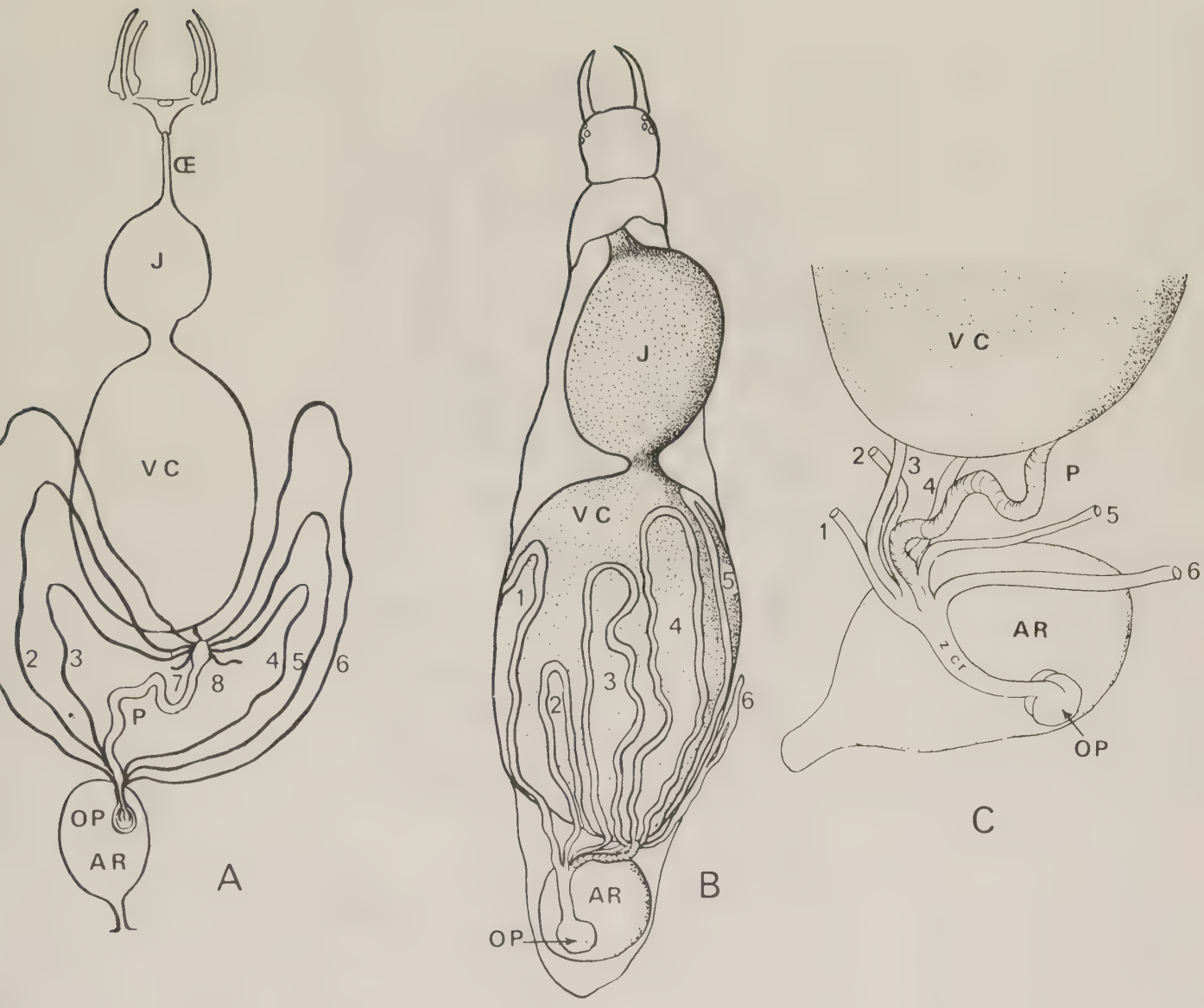


FIGURE 41. - Chrysopa carnea

A : Schéma général de la dissection du tube digestif : 6 tubes de Malpighi sont cryptonéphridiés. Les dèux derniers (n°7 et 8) très courts, restent libres.

B : Aspect général de la dissection. Les 6 tubes de Malpighi cryptonéphridiés (1 à 6) décrivent dans leur partie libre de grandes anses autour de la vésicule chylifique.

C : Détails de l'intestin postérieur et des 6 tubes de Malpighi cryptonéphridiés à leur extrémité distale, au niveau où ils entourent l'intestin postérieur.

Oe : oesophage - J : jabot - v.c. : vésicule chylifique - P : intestin postérieur - O.P. : organe pyriforme - A.R. : ampoule rectale - Z.cr : zone cryptonéphridiées.

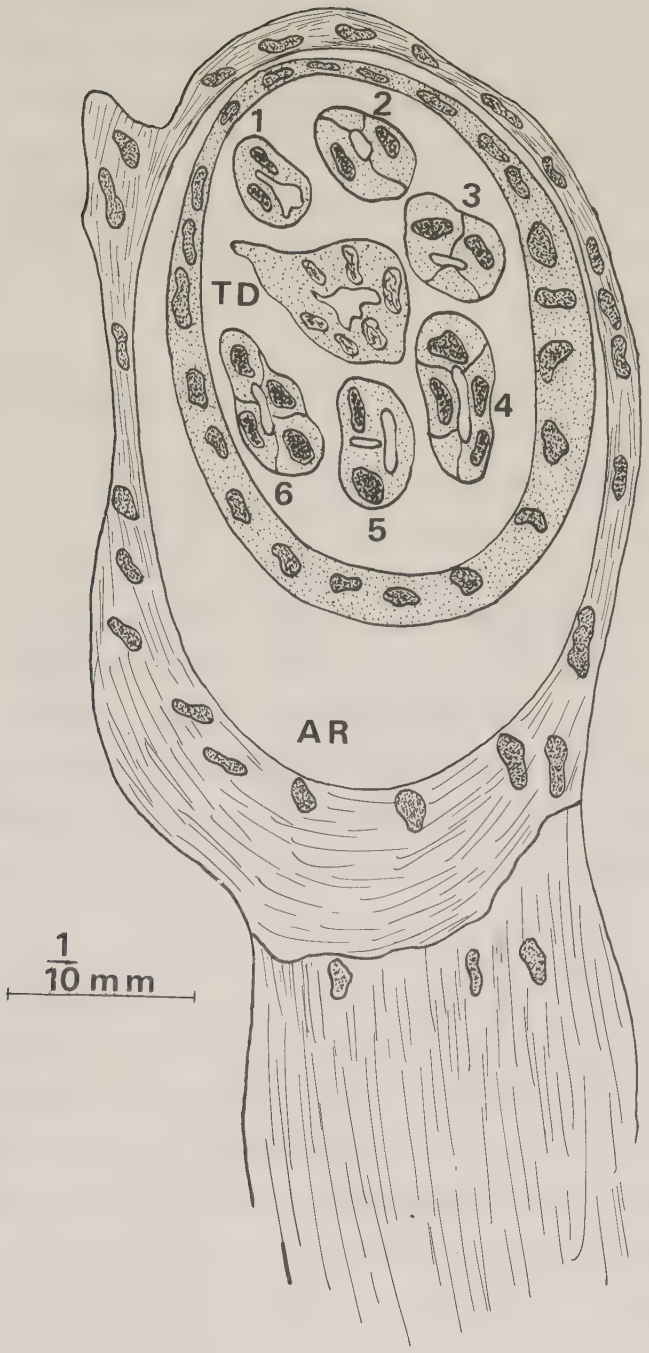


FIGURE 42. - Chrysopa carnea
Coupe transversale de l'organe pyriforme mettant en évidence les 6 tubes de Malpighi cryptonéphridiés.
A.R. : ampoule rectale - T.D. : tube digestif (intestin postérieur).

repli annulaire de l'ampoule rectale autour de sa jonction avec l'intestin postérieur proprement dit. Dans toute la partie cryptonéphridiée les six tubes de Malpighi sont inclus dans un anneau conjonctif, la membrane péritonéale, qui les maintient étroitement appliqués le long de l'intestin postérieur, ce qui facilite les échanges entre les deux organes. L'ampoule rectale se présente sous l'aspect d'une outre de grande dimension, et l'organe pyriforme n'est pas situé à son extrémité apicale, mais semble appliqué sur le côté.

B - Chrysopa carnea (fig. 41 et 42)

Pour trouver dans la littérature des travaux sur le tube digestif postérieur de cette espèce, il faut remonter à la publication de J. MacDUNNOUGH qui date de 1911. Cet auteur, qui s'était consacré à l'étude histologique du tube digestif de cette espèce, avait cependant observé, avec raison, que cet insecte possédait huit tubes de Malpighi, parmi lesquels deux seulement étaient libres. Il avait également observé, pour les six autres, le cryptonéphridisme qui était inconnu à cette époque, mais ne l'avait pas interprété correctement. Il avait, en effet, assimilé l'organe pyriforme à une formation analogue à la valvule cardiaque qui relie l'intestin antérieur à l'intestin moyen.

A la dissection, l'intestin postérieur de la Chrysope, apparaît un peu plus gros que les tubes de Malpighi qui serpentent à ses côtés. Ces tubes de Malpighi sont au nombre de huit, parmi lesquels six sont cryptonéphridiés, et les deux autres libres. Mais ces derniers sont très difficiles à mettre en évidence, car ils sont extrêmement courts. Les six tubes de Malpighi cryptonéphridiés décrivent tout d'abord de vastes boucles le long de la vésicule chylifique (fig. 41 B), avant de rejoindre le tube digestif postérieur autour duquel ils se groupent à partir d'un niveau situé approximativement aux deux tiers de sa longueur (fig. 41 C). Ils entourent donc le tube digestif postérieur sur tout le tiers postérieur de sa longueur (Z cr.) comme chez le Fourmilion. Cette même figure 41 C montre que l'organe pyriforme (O.P.) est placé sur le côté de l'ampoule rectale.

Les coupes histologiques de cet organe (fig. 42) permettent de vérifier qu'il y a bien, à ce niveau, six tubes de Malpighi cryptonéphridiés entourant l'intestin postérieur.

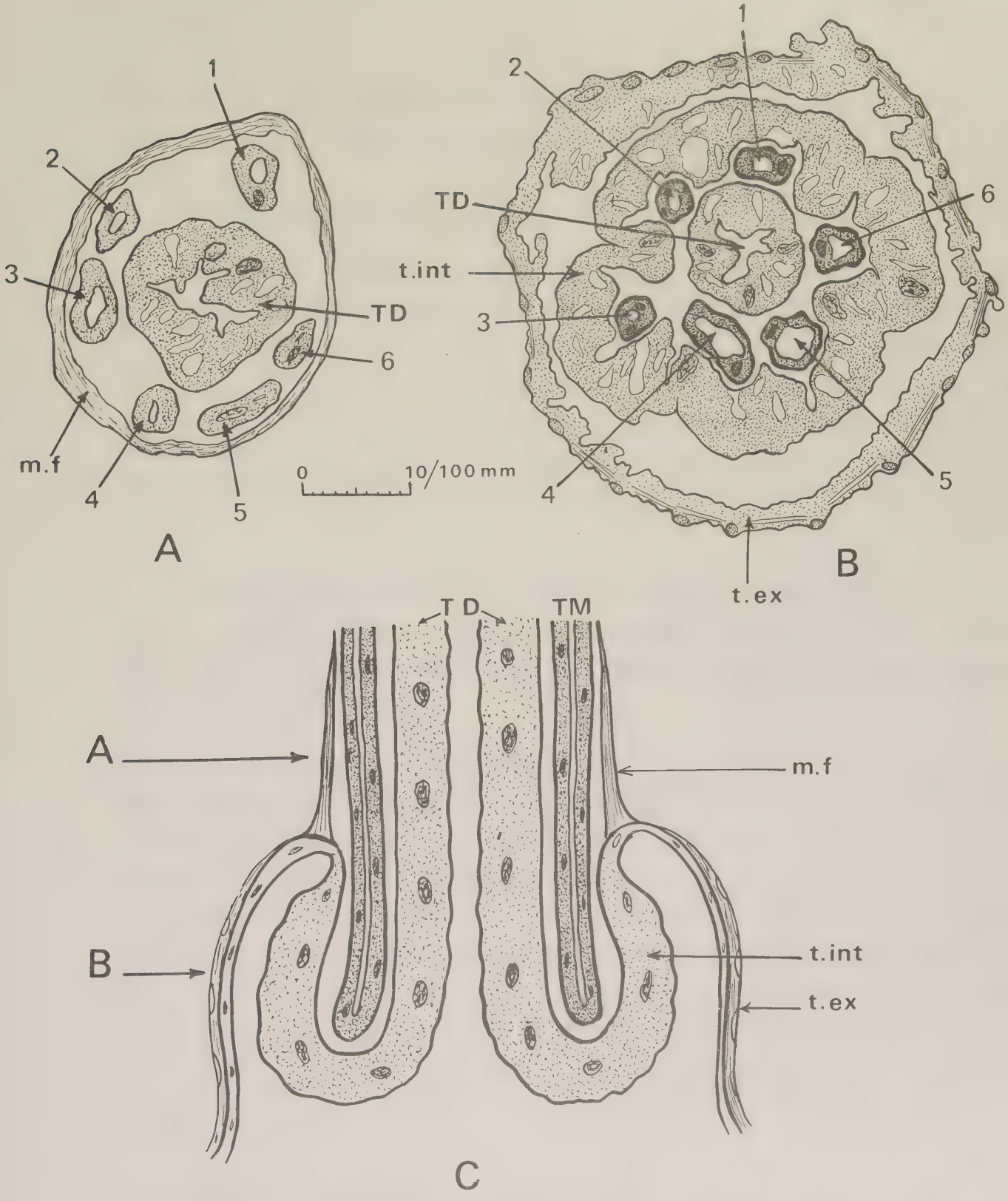
C - Drepanopteryx phalenoïdes (fig. 43)

Cette espèce est si peu abondante que nous n'avons pas pu la disséquer, car le dénombrement des tubes de Malpighi est une opération si délicate, qu'elle exige un matériel abondant et entraîne de nombreux échecs (1). Aussi nous sommes nous bornés à l'étude de son histologie. Cette espèce présente tellement de caractères semblables à ceux de la Chrysope, qu'il est vraisemblable qu'elle possède également huit tubes de Malpighi, mais nous n'avons pu le vérifier. Nous ne saurions dire également si les tubes libres sont longs ou très courts, comme chez la Chrysope. Mais les coupes histologiques nous ont permis de trouver chez cette espèce six tubes de Malpighi cryptonéphridiés (fig. 43 A et B) entourant un intestin très gros, à parois épaisses.

Peu d'espèces nous ont montré des images aussi belles et aussi typiques. La figure 43 C montre une vue longitudinale de l'organe pyriforme, qui comprend, à partir de l'intérieur : le tube digestif postérieur, la tunique interne (t.int.), et la tunique externe (t.ex.). L'extrémité distale des tubes de Malpighi vient s'insérer entre l'intestin postérieur et la tunique interne qui les enserrent étroitement. On voit nettement que cette dernière correspond à un retournement vers l'extérieur de l'intestin postérieur. La tunique externe appartient à la paroi de l'ampoule rectale. Enfin le repli se poursuit antérieurement par la membrane péritonéale fibreuse (m.f.) qui enserre les tubes de Malpighi le long de l'intestin postérieur.

L'aspect histologique de cet organe pyriforme diffère donc, à première vue, de celui donné par LOZINSKI chez le Fourmilion et M. DUNNOUGH chez la Chrysope, car chez ces dernières espèces, la tunique externe est beaucoup

(1) Aucune étude n'a jamais été faite de cette espèce.



GURE 43. - Drepanopteryx phalaenoïdes
Coupes histologiques de l'organe pyriforme, mettant en évidence les 6 tubes de Malpighi cryptonéphridiés.
Les deux coupes transversales A et B correspondent aux deux niveaux indiqués sur le schéma C.
m.f. : membrane fibreuse - t.ex. : tunique externe - t.int. : tunique interne - T.D. : tube digestif (intestin postérieur).

plus épaisse que la tunique interne. Mais ces différences sont tout à fait secondaires, et l'interprétation générale de l'organe reste le même.

D - Osmylus chrysops (fig. 44 et 45)

Dès 1852, H. HAGEN avait dénombré fort justement sept tubes de Malpighi chez cette espèce qu'il avait disséquée avec soin. Mais il s'étonnait de la différence que présentait cette espèce par rapport aux autres exemples déjà décrits à cette époque, et n'excluait pas la possibilité d'un huitième. Cet auteur avait également observé la présence du cryptonéphridisme chez cette espèce, mais n'avait dénombré que quatre tubes de Malpighi cryptonéphridiés. Ce qui s'est avéré inexact. Il n'avait pas non plus découvert l'organe pyriforme.

K. DAVID (1936), qui étudie surtout la biologie et l'écologie de cette espèce, retrouve également sept tubes de Malpighi, mais n'a vu ni le cryptonéphridisme, ni l'organe pyriforme, et a donné du tube digestif une interprétation tout à fait fausse.

Après de nombreuses dissections, nous pouvons affirmer qu'il n'existe, chez l'Osmyle, que sept tubes de Malpighi, sans que nous ayons jamais pu trouver la moindre trace d'un huitième. Parmi ces tubes de Malpighi, deux d'entre eux sont libres et se dirigent vers l'avant, pour remonter fort haut dans le corps de l'insecte. Les cinq autres tubes de Malpighi sont cryptonéphridiés. Ils décrivent d'abord de grandes courbes autour de la vésicule chylifique, puis se dirigent vers l'arrière, et leur extrémité distale vient s'accoler à la partie tout à fait terminale de l'intestin postérieur, juste avant l'ampoule rectale, de telle sorte, qu'ils ne sont accolés à l'intestin que sur une très petite longueur, (moins de la dixième partie de sa longueur totale).

L'ampoule rectale est longue et mince, et l'organe pyriforme qui en occupe la partie supérieure est particulièrement spectaculaire, comme le montre la figure 45 réalisée à partir d'un organe fraîchement disséqué. A

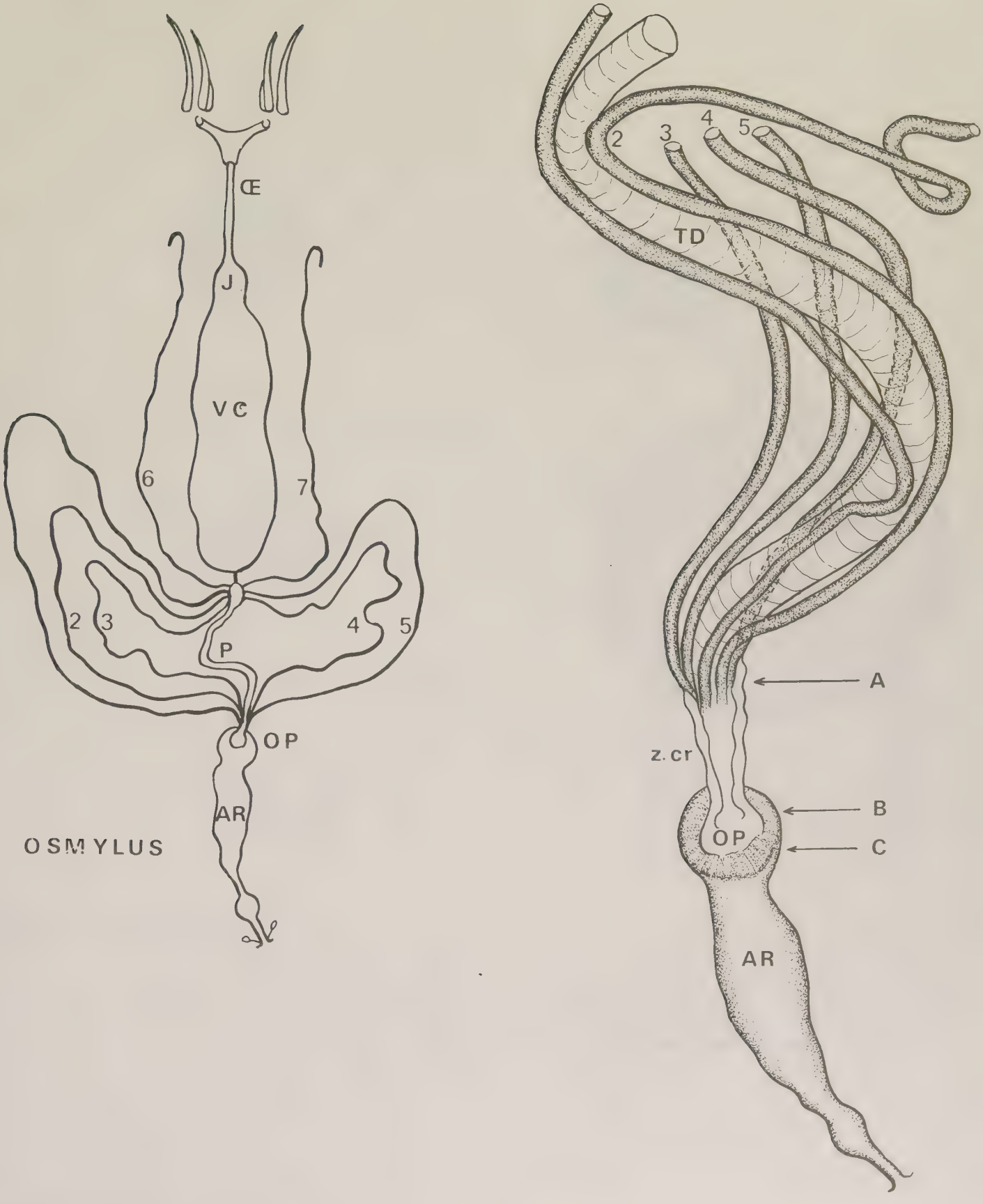


FIGURE 44. - Osmylus chrysops

A gauche : schéma général du tube digestif : 5 tubes de Malpighi sont cryptonéphridiés, les deux derniers (n° 6 et 7) restent libres. (même légende que figure 41).

A droite : Dissection de l'intestin et de l'ampoule rectale pour mettre en évidence les 5 tubes de Malpighi cryptonéphridiés.
Z. cr. : zone cryptonéphridiée.

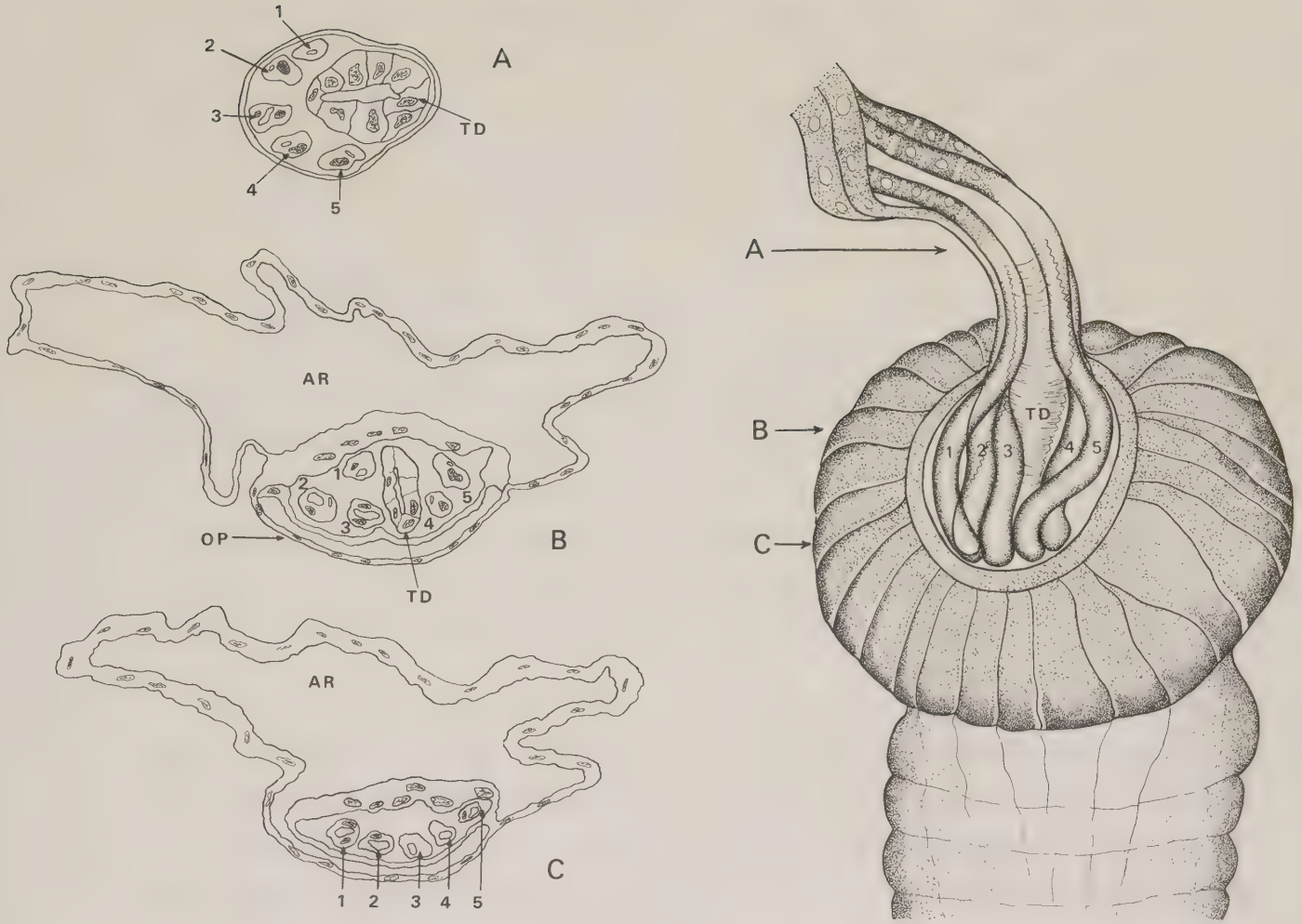


FIGURE 45. - Osmylus chrysops

A droite : Dissection de l'organe pyriforme : les tubes de Malpighi sont numérotés de 1 à 5.

A gauche : Coupes transversales de l'ampoule rectale (A.R.) et de l'organe pyriforme mettant en évidence les 5 tubes de Malpighi cryptonéphridiés. Les coupes A.B.C. correspondent aux niveaux indiqués sur la figure de droite.

ce niveau l'intestin postérieur rejoint obliquement l'ampoule rectale. L'organe pyriforme n'est donc pas symétrique et les cinq tubes de Malpighi se trouvent localisés seulement du côté supérieur. Ils n'entourent donc l'intestin postérieur que sur la moitié de sa section, comme on peut s'en assurer en examinant les coupes transversales. Ces dernières (fig. 45) nous ont permis, sans aucun doute possible, d'établir qu'il n'existe bien chez cette espèce que cinq tubes de Malpighi cryptonéphridiés.

E - Sisyra fuscata (fig. 46 et 47)

M.H. ANTONY (1902) qui a essayé de compter les tubes de Malpighi de la Sisyre n'en a trouvé que cinq, mais cet auteur n'a jamais disséqué que des spécimens conservés dans l'alcool, ce qui vouait ses efforts à l'échec, et l'avait conduit à des interprétations tout à fait fausses. Les coupes histologiques qu'elle exécuta également ne pouvaient lui être d'aucun secours en cette occasion. C'est encore par la méthode histologique que LAMPE (1911) essaie de résoudre ce problème sans y réussir d'avantage.

Or les nombreuses dissections que nous avons faites sur les larves vivantes, montrent, sans conteste possible, huit tubes de Malpighi débouchant dans une ampoule commune située à la partie antérieure de l'intestin postérieur appelé par ANTHONY "receptable à soie" (silk receptable) terme qui nous semble impropre, car il fait appel à la fonction séricigène qui n'est assurée que pendant la dernière partie de la vie larvaire, juste avant le tissage du cocon.

Parmi ces huit tubes de Malpighi, sept d'entre eux se terminent librement dans la cavité générale, et parmi eux, deux sont nettement plus courts que les autres. Le huitième tube de Malpighi seul est cryptonéphridié, et son extrémité apicale pénètre dans le repli de l'ampoule rectale. Cette dernière est mince, allongée et de très petite taille, si on la compare à celle des autres espèces.

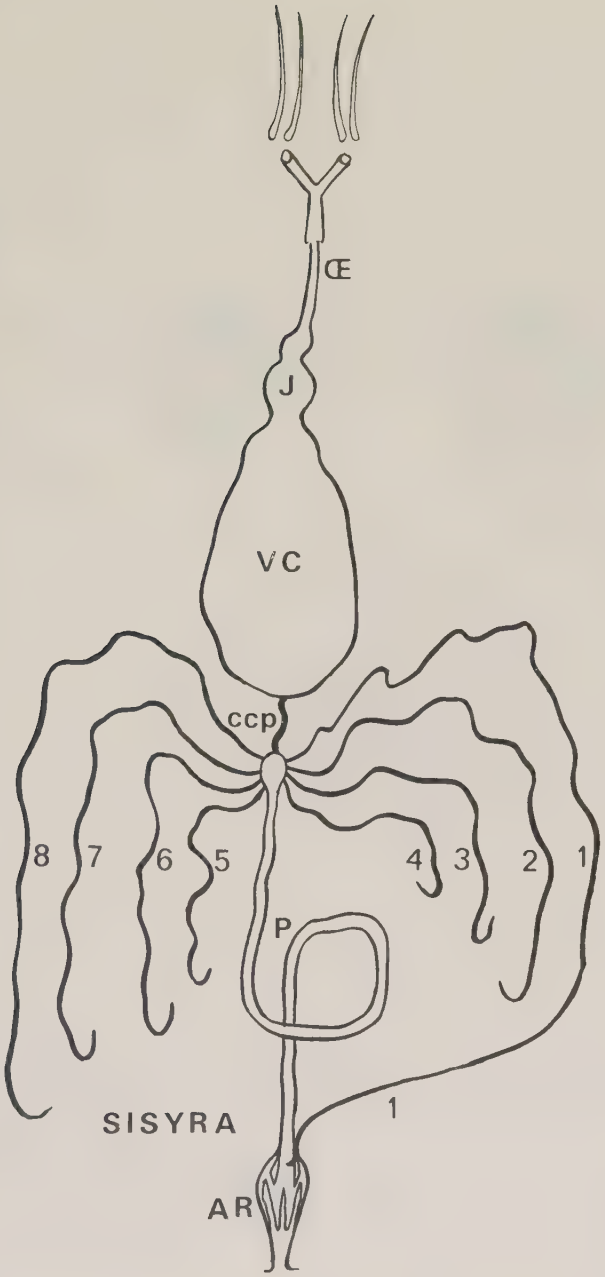


FIGURE 46. - Sisyra fuscata
Schéma général du tube digestif. Un seul tube de Malpighi (1) est crypto-néphridié. Les 7 autres (2 à 8) restent libres.
Oe : oesophage - J. : jabot - v.e. : vésicule chylifique - c.c.p. : cordon cellulaire plein - P. : intestin postérieur - A.R. : ampoule rectale.

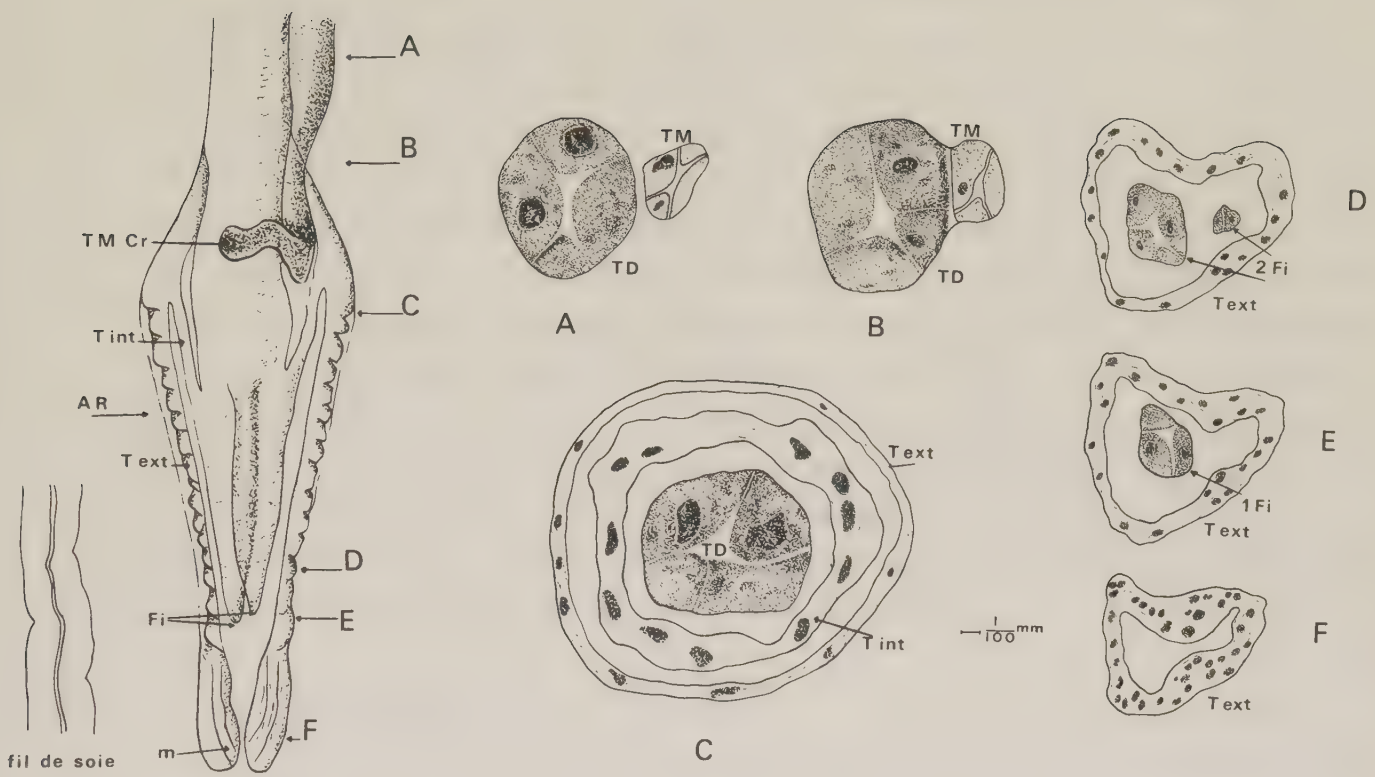


FIGURE 47. - Sisyra fuscata

A gauche : Dissection de l'ampoule rectale mettant en évidence la terminaison de l'unique tube de Malpighi cryptonéphridié (t.m.c.).
A.R. : ampoule rectale - m : muscle de la presse - T.ext. : tunique externe - T. int. : tunique interne.
A droite : Coupes transversales A.B.C.D.E. de l'ampoule rectale aux différents niveaux indiqués sur la figure de gauche.
Fi : filière - T.ext. : tunique externe - T. int. : tunique interne.

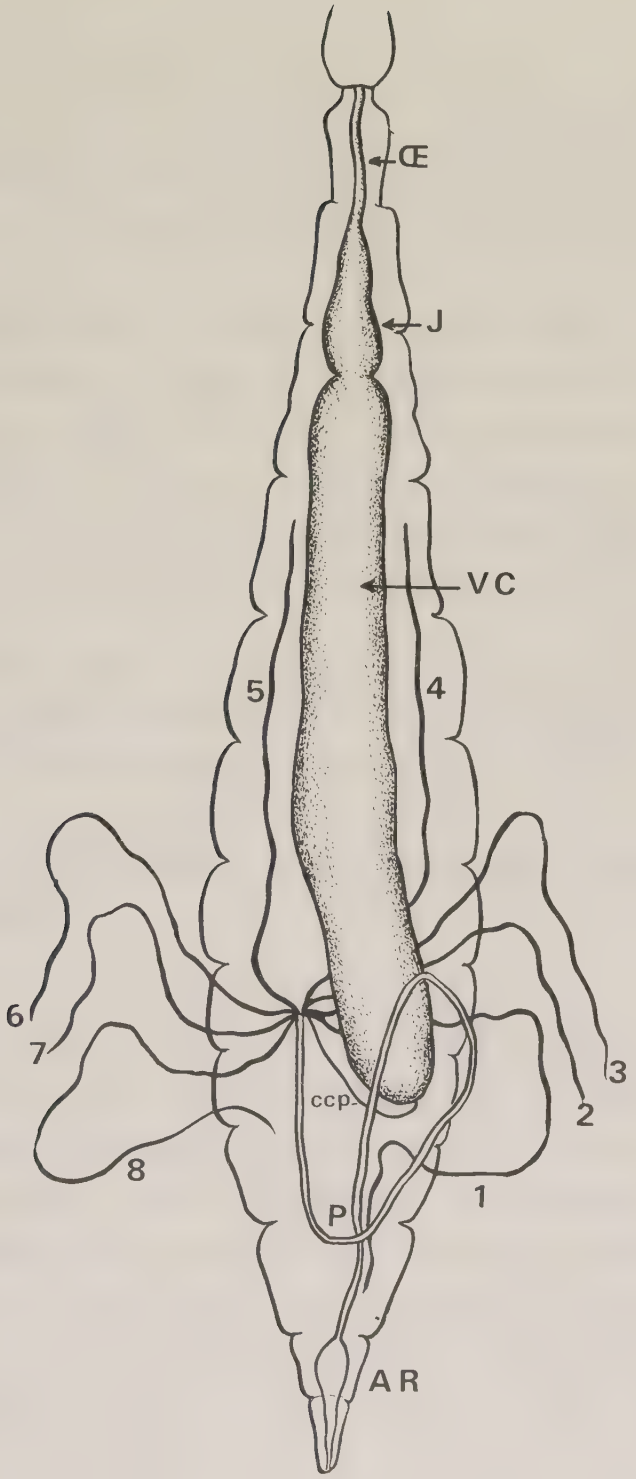
Or l'unique tube de Malpighi de cette espèce ne s'accole à l'intestin postérieur que sur une très petite longueur. Sa pénétration à l'intérieur de l'ampoule rectale se fait sans que l'on observe la différenciation d'un organe pyriforme. Cependant l'observation des organes frais (fig. 47), et l'étude des coupes histologiques (fig. 47 A à F), montrent que la structure de l'ampoule rectale au niveau de sa jonction avec l'intestin postérieur est sensiblement la même que celle observée chez l'organe pyriforme des autres espèces. On y reconnait notamment, de façon concentrique, la tunique externe, la tunique interne, et l'intestin postérieur. C'est dans l'étroit espace ménagé entre ces deux dernières parties, que vient s'insérer l'extrémité distale de l'unique tube de Malpighi cryptonéphridié (T.M. cr.) qui, après avoir longé le tube digestif, se coude pour amorcer un contour annulaire incomplet (1) - Il nous paraît évident que cet unique tube de Malpighi cryptonéphridié ne saurait avoir aucun rôle dans la récupération de l'eau à ce niveau, et nous l'interprétons comme un organe résiduel ayant perdu toute fonction chez cet insecte menant une vie exclusivement aquatique.

F - Neurorthus fallax (fig. 48)

Les larves de cette espèce ayant été découvertes pour la première fois par ZWICK en 1967, dans les torrents des montagnes de la Corse, n'a encore fait l'objet d'aucune étude d'anatomie, car cet auteur s'était borné à n'en donner que la description externe. Aussi, afin de compléter notre étude du tube digestif, nous avons été la rechercher sur place, dès le printemps de 1968. Nous avons procédé à sa dissection sur place même, aussitôt après la récolte. Car cet insecte, qui ne vit que dans des torrents dont l'eau se trouve à 6°C, ne résiste pas longtemps à des températures supérieures à 10°C.

La dissection de cet insecte extrêmement allongé, est particulièrement délicate. Car tous ses organes sont longs et fins. La vésicule chylifique elle-même, qui se présente chez presque toutes les espèces comme une grosse vésicule arrondie, est, ici, allongée en boudin. Le cordon cellulaire plein est long et capillaire, à peine visible.

(1) On peut noter, dès maintenant, sur cette même figure la curieuse conformation de l'extrémité du tube digestif qui se divise en deux lobes qui serviront de filières et sur la structure desquelles nous reviendrons au paragraphe suivant.



IGURE 48. - Neurorthus fallax
Dissection du tube digestif et des 8 tubes de Malpighi libres.
c.c.p. : cordon cellulaire plein - Oe : oesophage - J : jabot - v.c. : vésicule chylifique - P : intestin postérieur - A.R. : ampoule rectale.

Enfin, l'intestin postérieur n'est pas plus gros que les tubes de Malpighi. Comme il est très long, qu'il a le même aspect et qu'il décrit une vaste boucle en s'enchevêtrant dans ces derniers, il est extrêmement difficile de le dégager et d'isoler les tubes de Malpighi.

Cependant nos dissections nous ont montré très nettement, que le Neurorthus possède huit tubes de Malpighi et qu'ils sont tous libres. Deux d'entre eux remontent loin vers l'avant, jusque dans le métathorax ; les autres s'enchevêtrent dans la partie postérieure. Il nous a semblé que l'un d'entre eux se terminait au voisinage du tube digestif postérieur, près du niveau de l'ampoule rectale, mais peut-être ne s'agit-il que d'une illusion.

De toute façon, il n'existe aucun tube de Malpighi cryptonéphridié, chez cette espèce aquatique, qui n'en a plus besoin, et nous interprétons cette particularité comme une adaptation à son mode de vie.

3°) - LE CRYPTONEPHRIDISME ET SES VARIATIONS EN FONCTION DE L'ECOLOGIE DE L'INSECTE

Depuis la description du cryptonéphridisme du Fourmilion par LOZINSKI (1912) de nombreux auteurs tels que MARCUS (1930), M. POLL (1932-1934-1938), LISON (1937), PATAY (1937), P. ALLEGRET et A. MAGUER (1963), ont décrit des cas comparables chez les insectes les plus divers : Coléoptères (Ténébrionides, Dermestides, Anobiides, Ptinides, Bostrichides, Chrysomelides) et Lépidoptères (Chenilles). Ces auteurs ont mis en évidence de nombreuses variantes anatomiques. Dans certains cas, (Chenilles des Lépidoptères), les tubes de Malpighi s'insèrent entre l'épithélium rectal et sa musculature (M. POLL) ; chez Tenebrio molitor, les tubes de Malpighi sont contenus dans une sorte de séreuse péritonéale qui, selon M. POLL, serait de nature non pas intestinale mais malpighienne. Les Chrysomelides (Doryphore) présenteraient un aspect voisin. Chez d'autres Coléoptères (Anobiides, Ptinides, Bostrichides), le sac périsolénique n'entoure pas complètement l'intestin, mais se trouve appliqué sur l'un de ses bords seulement. Enfin les Dermestides présentent

une variante de ce type, car l'intestin postérieur est plié en deux, et les deux branches montantes et descendantes accolées enserrent entre elles le sac périsolénique. Nous ne nous attarderons pas plus longtemps sur toutes les variantes que nous rappelons ici, seulement pour montrer qu'aucune ne correspond au type de cryptonéphridisme des larves de Planipennes, caractérisées par leur invagination annulaire de l'ampoule rectale, prolongée vers l'avant par une membrane péritonéale. Chez ces dernières espèces on n'observe, par ailleurs, aucune différenciation cytologique particulière des cellules malpighiennes ou rectales comme M. POLL et plus récemment P. ALLEGRET et M.A. MAGUER en ont décrit chez les chenilles de Lépidoptères. Nous n'avons pas davantage observé de "leptophragmes" ou cellules à chlorures comme celles décrites par LISON et PATAY chez Tenebrio ou Leptinotarsa.

A - Variations en fonction de l'écologie de l'insecte

Quelques soient les variations de leur anatomie les cas de cryptonéphridisme ont été depuis longtemps interprétés, comme un dispositif particulier, permettant une récupération de l'eau par les tubes de Malpighi au niveau de l'ampoule rectale. M. POLL constate que chez de nombreuses espèces de Coléoptères, le dispositif cryptonéphridié, semble être en corrélation avec le fait que l'insecte émet des excréments asséchés. Cet assèchement serait dû au cryptonéphridisme qui permet ainsi une récupération de l'eau. Ces dispositifs, en effet, semblent particulièrement développés chez les insectes vivant dans des milieux secs, comme le ver de la farine (Tenebrio molitor) ou les Longicornes. Le Fourmilion est également dans ce cas, car il vit dans des sables très secs, et bien qu'il n'émette pas d'excréments solides, on peut penser que le cryptonéphridisme participe à l'économie de l'eau, rare dans de tels milieux.

Cependant, cette interprétation n'est pas admise par tous les auteurs, et PATAY fait remarquer que les larves des Chrysomélides, comme le Doryphore, pourvus d'un cryptonéphridisme très développé, vit dans un milieu d'humidité normale ou saturée, se nourrit de végétaux riches en eau, et émet des excré-

ments non asséchés. Aussi, avons-nous essayé de comparer l'anatomie des larves de Planipennes et le milieu dans lequel elles vivent, afin de rechercher, dans un même ordre d'insecte, si une relation existe entre le degré d'humidité du milieu et le développement du cryptonéphridisme. Nous avons donc cherché à comparer pour les six espèces plus particulièrement étudiées dans ce mémoire : le degré d'humidité de leur milieu habituel, le nombre total de tubes de Malpighi, et le nombre de tubes de Malpighi cryptonéphridiés, enfin nous avons cherché à définir et à chiffrer l'importance du cryptonéphridisme et l'intensité des échanges possibles dans chacun des cas.

a) - Etude de l'humidité du milieu de chacune des espèces étudiées.

Les six espèces étudiées ici vivent dans les conditions les plus variées et nous permettent à elles seules, de comparer entre eux des insectes vivants dans des milieux d'humidité croissante jusqu'à atteindre la vie complètement aquatique.

- La larve du Fourmilion (Myrmeleon formicarius)
  Vit dans des sables meubles, très secs dont l'humidité relative varie de 30 % à 50 % ; elle capture dans son piège (entonnoir de sable au fond duquel elle se tient), les proies les plus diverses. Elle est capable de jeûne prolongé et doit se contenter de faibles et rares apports de liquides.

- Les larves de Chrysopa carnea et de Drepanopteryx phalenoïdes
  Sont des insectes très mobiles, qui vivent sur les feuilles des végétaux les plus divers, (milieu d'humidité moyenne variant de 60 à 75 % d'humidité relative). Elles chassent activement les pucerons (Aphidiens) qu'elles succent et qui constituent pour elles une nourriture abondante et riche en eau.

- La larve d'Osmylus chrysops également prédatrice vit dans des milieux saturés d'humidité (plus de 95 % d'H.R.) puisqu'elle se tient constamment

sous les pierres des petites plages sableuses du voisinage immédiat des ruisseaux. Cependant, si elles ne s'éloignent pas de plus de 50 cm du bord des eaux, ces larves ne sont jamais aquatiques.

- Enfin, les deux dernières espèces, Sisyra fuscata et Neurorthus fallax sont complètement aquatiques. La dernière de ces espèces est beaucoup moins spécialisée que la première. La larve de Neurorthus est un insecte chasseur, dépourvu de trachéo-branchies, tandis que celle de Sisyra vit en association constante avec les éponges d'eau douce (Spongillides), qui constituent sa nourriture exclusive et est pourvue de trachéo-branchies abdominales. Quoiqu'il en soit, elles sont l'une et l'autre complètement aquatiques et l'économie de l'eau est pour elles un problème qui ne se pose plus.

C'est donc chez cette remarquable série, allant d'un insecte vivant dans un milieu quasiment désertique, jusqu'aux espèces complètement aquatiques, que nous avons pu comparer les diverses modalités du cryptonéphridisme : (nombre total de tubes de Malpighi, nombre de tubes Cryptonéphridiés et libres, importance des échanges avec le tube digestif). Les résultats exposés dans les paragraphes suivants sont résumés dans le tableau III.

b) - Le nombre total des tubes de Malpighi chez les différentes espèces

S'il varie dans l'ordre des Planipennes, ce nombre est indépendant du milieu extérieur. En effet, chez la grande majorité des espèces, on compte huit tubes de Malpighi (Myrmeleon, Chrysopa, Sisyra, Neurorthus et vraisemblablement Drepanopteryx, bien que nous ne puissions l'affirmer). Cependant, la larve d'Osmylus n'en possède que sept, de façon absolument certaine, mais cette singularité reste inexpliquée.

c) - Le nombre de tubes de Malpighi libres et cryptonéphridiés

Le nombre de tubes cryptonéphridiés est extrêmement variable selon les espèces, et c'est avant tout ce caractère que nous avons recherché dans

TABLEAU III

LE CRYPTONEPHRIDISME EN FONCTION DU MILIEU

Espèces	Milieu	Nombre total de tubes de Malpighi	Tubes de Malpighi libre	Tubes de Malpighi Cryptonéphridiés	Importance des échanges (1)
Myrmeleon	Très sec 30-50 % H.R.	8	2	6	2,70
Chrysopa	Humidité moyenne 60-75 % H.R.	8	2	6	1,78
Drepanopteryx	Humidité moyenne 60-75 % H.R.	8 ?	2 ?	6	1,78
Osmylus	Humidité saturée plus de 95 % H.R.	7	2	5	0,34
Sisyra	Aquatique	8	7	1	0,15
Neurorthus	Aquatique	8	8	0	0

(1) - Ce chiffre correspond à la longueur totale de la partie cryptonéphridiée de tous les tubes cryptosoléniés exprimée par rapport à la longueur totale de l'intestin postérieur.

TABLEAU IV

CALCUL DU COEFFICIENT DE RECUPERATION DE L'EAU

(Les chiffres des longueurs L et l sont exprimés en centièmes de millimètre)

Espèce	Longueur totale int-post L	Longueur cryptonéphridiée l	Nombre T.M. cryptonéphridiés:n	Longueur totale cryptonéphridiée lxn	Coefficient de récupération $a = \frac{l \times n}{L}$
Myrmeleon	54	25	6	150	$\frac{150}{54} = 2,70$
Chrysopa	18,1	5,4	6	32,4	$\frac{32,4}{18,1} = 1,78$
Osmylus	58	4	5	20	$\frac{20}{58} = 0,34$
Sisyra	64	10	1	10	$\frac{10}{64} = 0,15$
Neurorthus	77	0	0	0	0

cette partie de notre travail, en le rapprochant du degré d'humidité du milieu dans lequel vit l'insecte.

L'examen du tableau III, montre que le nombre des tubes cryptonéphridiés est le même (c'est-à-dire six), pour les insectes vivant en milieu très sec à nourriture rare, avec apports d'eau très espacés (Myrmeleon), et pour ceux vivant sur les feuilles des végétaux (Chrysopa, Drepanopteryx) chez lesquels la nourriture (Pucerons) est riche en eau et abondante.

Chez l'Osmylus, qui vit en milieu d'humidité saturée, le nombre des tubes cryptonéphridiés n'est plus que de cinq. Il faut cependant noter, que chez cette espèce, le nombre total des tubes de Malpighi n'est que de sept. Cependant, nous considérons que, pour le problème qui nous intéresse ici, c'est-à-dire, la récupération de l'eau, le nombre des tubes libres, ainsi que leur longueur, n'ont pas d'intérêt direct. Les deux tubes libres sont, en effet, très longs chez le Myrmeleon et l'Osmylus et atrophiés chez la Chrysopa, sans que l'on puisse attribuer à ce caractère une signification quelconque.

Enfin, chez les deux espèces complètement aquatiques, le cryptonéphridisme est résiduel ou absent. En effet, la Sisyre ne possède plus qu'un seul tube cryptonéphridié, (les sept autres sont libres), et nous avons déjà dit plus haut que le cryptonéphridisme de ce tube unique est si réduit, qu'il ne saurait assurer aucune fonction. Nous le considérons donc comme un organe résiduel sans aucune fonction physiologique.

Le Neurorthus enfin, nous montre le terme extrême de cette évolution, puisque ses huit tubes de Malpighi se terminent librement dans le corps. Aucun n'est cryptonéphridié. Le cryptonéphridisme a donc complètement disparu chez cette espèce.

Aussi, en s'en tenant seulement aux variations du nombre des tubes de Malpighi cryptonéphridiés, les larves de Planipennes nous montrent une très

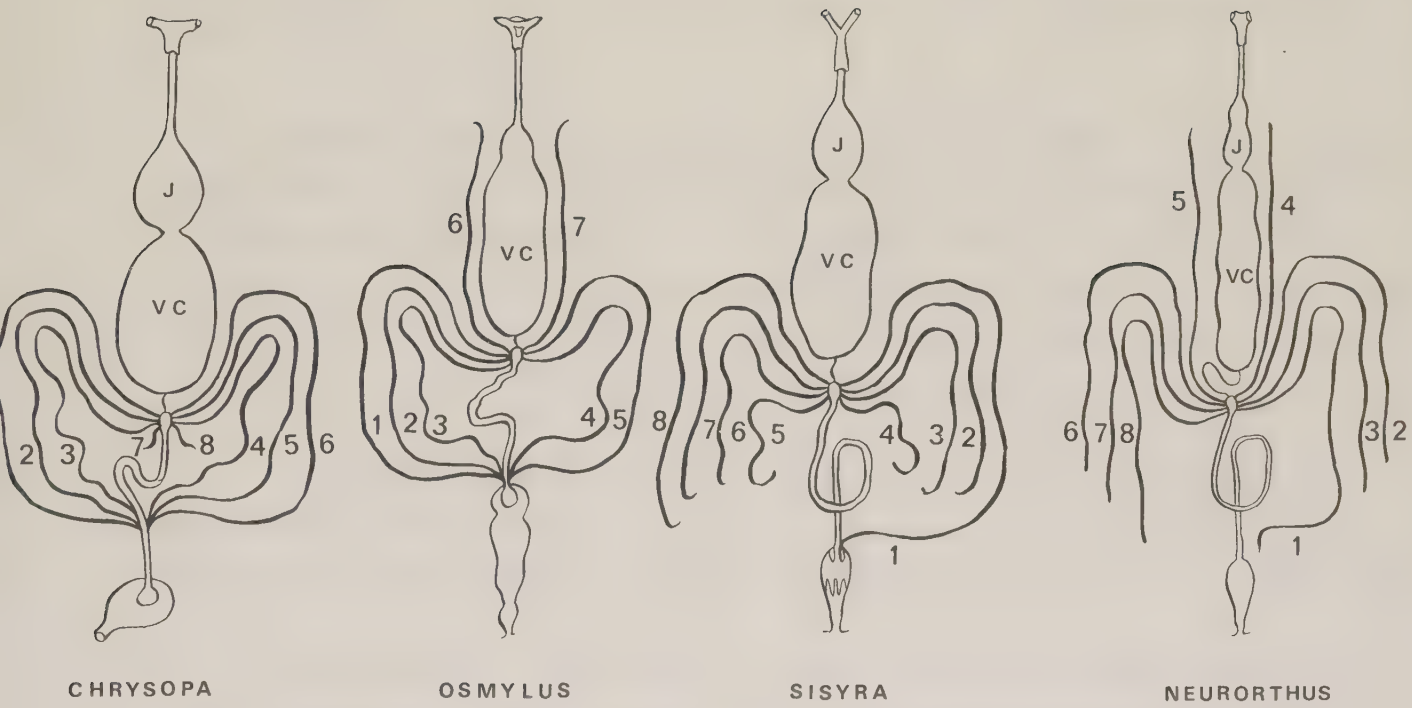


FIGURE 49. - Schéma général de l'évolution du cryptonéphridisme chez les larves de Planipennes.

belle série évolutive en relation avec la teneur en eau du milieu dans lequel elles vivent (fig. 49).

Ces études comparatives ne mettent en évidence chez les larves terrestres, aucune différence entre les espèces vivant dans les milieux très secs (Myrmeleon) et celles vivant dans des milieux d'humidité moyenne (Chrysopa, Drepanopteryx) puisque dans tous ces cas, le nombre de tubes cryptonéphridiés s'élève à six.

Cependant chez l'Osmylus qui vit en milieu d'humidité saturée, ce nombre s'abaisse à cinq. Enfin, chez les deux espèces complètement aquatiques, le cryptonéphridisme disparaît. Il se traduit encore chez la Sisyre par l'existence d'un seul tube cryptonéphridié que nous considérons comme un organe résiduel. Mais le terme de cette évolution est atteint chez le Neurorthus qui ne présente plus aucune trace de cryptonéphridisme.

On peut donc conclure de cette étude, que le cryptonéphridisme disparaît avec la vie aquatique, ce qui laisse supposer que ce dispositif anatomique joue certainement un rôle dans la régulation de l'eau dans l'organisme.

Pour terminer il faut rappeler que nos résultats sont en accord avec des observations semblables faites chez les Chrysomelides et les Chenilles de Lépidoptères. Les larves des Coléoptères Chrysomelides présentent en effet un cryptonéphridisme très développé, mais cette particularité anatomique disparaît chez l'unique genre qui possède des larves aquatiques : Donacia qui en est dépourvu. Il en est de même chez les Chenilles de Lépidoptères qui sont toutes cryptonéphridiées à l'exception des rares chenilles aquatiques de Catacysta lumnata et Nymphula nympheata (Pyralidae). Il y a là, un parallélisme troublant avec nos observations faites sur les Planipennes. Cependant, dans tous les cas, le cryptonéphridisme semble bien lié au contrôle de l'équilibre en eau du milieu sanguin. Nous verrons plus loin que ce dispositif joue, sans doute, un rôle différent, chez les Planipennes et chez les familles citées ici, en raison de l'obturation de l'intestin moyen des larves de Planipennes, qui les conduit à n'émettre, durant la vie larvaire, que des excréments liquides, ce qui n'est pas le cas pour les autres familles d'insectes.

d) - Evaluation de l'importance de l'activité des tubes de Malpighi cryptonéphridiés chez les différentes espèces.

Quelque soit l'intérêt des variations du nombre des tubes cryptonéphridiés que nous venons de mettre en évidence, il nous est apparu que ces chiffres ne représentaient qu'une grossière approximation de l'importance des échanges qui doivent se faire à ce niveau. S'ils traduisent bien les différences qui existent entre les espèces terrestres et les espèces aquatiques, ils ne mettent en évidence, en ce qui concerne le milieu terrestre, qu'une faible différence entre le Fourmilion (milieu très sec) et l'Osmyle (milieu saturé). Or, même en admettant que la transpiration de cette dernière espèce est très importante, il est évident que le problème de l'économie de l'eau ne présente pas la même acuité pour les deux espèces.

Aussi avons-nous pensé qu'il serait intéressant de chiffrer l'importance des échanges de liquides à ce niveau chez les différentes espèces. En l'absence de toute possibilité d'expérimentation directe, et pour se borner aux seules données anatomiques, nous pensons que logiquement, l'importance des échanges doit être proportionnée à la longueur de l'accolement des tubes de Malpighi le long de l'intestin postérieur. Car si l'ampoule rectale attire l'attention par la singularité de son anatomie, la récupération de l'eau contenue dans l'intestin postérieur par les tubes de Malpighi doit se faire sur toute la longueur de leur portion qui est maintenue en contact avec l'intestin grâce à la membrane péritonéale fibreuse. Cette longueur de la portion cryptonéphridiée n'a en effet, pas été prise en considération dans le paragraphe précédent. Or, l'examen comparé des tubes de Malpighi du Myrmeleon (ou de la Chrysope) (fig. 41 C) d'une part et de l'Osmyle (fig. 44) d'autre part, montre que cette zone cryptonéphridiée est beaucoup plus courte dans le dernier exemple que dans les cas précédents. Afin de pouvoir comparer les différentes espèces entre elles, nous avons mesuré cette portion cryptonéphridiée (l. Tableau IV), en la rapportant à la longueur totale de l'intestin postérieur (L. Tableau IV), et nous avons ensuite multiplié le chiffre obtenu par le nombre des tubes de Malpighi cryptonéphridiés, pour obtenir un chiffre

total, spécifique de l'espèce (a), qui représente en fait la longueur totale (rapportée à la longueur de l'intestin postérieur) de toutes les portions cryptonéphridiées. Cette valeur,"a", nous semble traduire assez bien l'importance du cryptonéphridisme chez une espèce donnée. Elle est donc calculée de la façon suivante : $a = \frac{1}{L} \times n$. n,étant le nombre de tubes de Malpighi cryptonéphridiés.

L'examen du tableau IV, nous montre que cette valeur (a) est voisine chez le Fourmilion (2,7) et chez la Chrysope (1,78) :(ce qui veut dire que la longueur totale des portions cryptosoléniées des six tubes de Malpighi cryptonéphridiés est égale à 1,78 ou 2,7 fois la longueur de l'intestin postérieur). Ce résultat ne manque pas d'être surprenant et signifie, sans doute, que le Fourmilion est mieux armé contre la transpiration que la Chrysope. Ce chiffre tombe à 0,34 chez l'Osmyle. Il est enfin nul ou presque chez les deux espèces aquatiques (Sisyra et Neurorthus). Ces chiffres confirment les résultats précédents et prouvent que le cryptonéphridisme joue bien un rôle important dans la régulation de l'eau.

B - Fonctionnement du cryptonéphridisme

En raison de la quasi impossibilité d'expérimenter directement sur de tels organes, les auteurs se sont généralement bornés à déduire des données anatomiques, une interprétation fonctionnelle. Mais la grande partie de ces interprétations porte sur les Coléoptères et notamment sur le Tenebrio molitor et le Doryphore. Selon M. POLL (Tenebrio), le rôle essentiel consisterait en un asséchement des excréments qui se ferait au niveau de l'intestin postérieur;l'eau serait reprise par les portions cryptonéphridiées des tubes de Malpighi qui assureraient ainsi la récupération de l'eau. Cette interprétation n'est pas admise par PATAY qui pense que chez cette espèce l'asséchement des excréments se fait beaucoup plus haut, au niveau du bulbe pylorique très musculeux qui triture les excréments et les transforme en une boule desséchée. Pour étayer ses arguments, ce même auteur injecte des colorants en lavement dans le rectum, et constate que ce colorant n'est pas absorbé par l'ampoule rectale, et ne parvient pas jusqu'au manchon péri-intestinal. L'in-

testin postérieur serait donc dépourvu de rôle absorbant. De même, un réactif indicateur de pH injecté dans le manchon, n'est pas influencé par les liquides acides ou alcalins, introduits par l'anus dans l'intestin postérieur.

Mais de telles expériences ne peuvent que contrôler l'imperméabilité des parois intestinales ou malpighiennes aux colorants et non pas au circuit de l'eau.

En réalité, PATAY fonde son opinion sur le fait que le Doryphore pourvu d'un cryptonéphridisme important, n'émet que des excréments très riches en eau, ce qui semble minimiser l'importance de ce dispositif anatomique dans la récupération de l'eau.

Cependant, on doit noter qu'aucun de ces auteurs ne fait état de la perte d'eau par transpiration qui doit être beaucoup plus importante chez un insecte à cuticule mince comme la larve de Doryphore que chez un insecte fortement cuirassé et adapté à la sécheresse comme le Tenebrio molitor.

Or, à notre avis, l'asséchément des excréments, lorsqu'il existe, n'est que l'un des aspects de la régulation de l'eau, et le rôle essentiel du cryptonéphridisme consiste justement à maintenir la teneur en eau du milieu interne lorsque la transpiration est trop forte et que la perte d'eau n'est pas compensée par un apport suffisant dans la nourriture.

Le cryptonéphridisme permettrait donc de régulariser, si cela s'avère nécessaire les différences entre l'entrée et la sortie de l'eau. Cette explication nous semble particulièrement adaptée à l'exemple des larves de Planipennes dont la physiologie de l'excrétion diffère profondément de celle des autres espèces, en raison de l'oblitération de l'intestin moyen. Il ne saurait, en effet, y avoir chez les larves de Planipennes d'asséchement des excréments, puisque les substances de déchets solides s'accumulent dans la vésicule chylifique close, et que l'insecte n'émet que des excréments liquides.

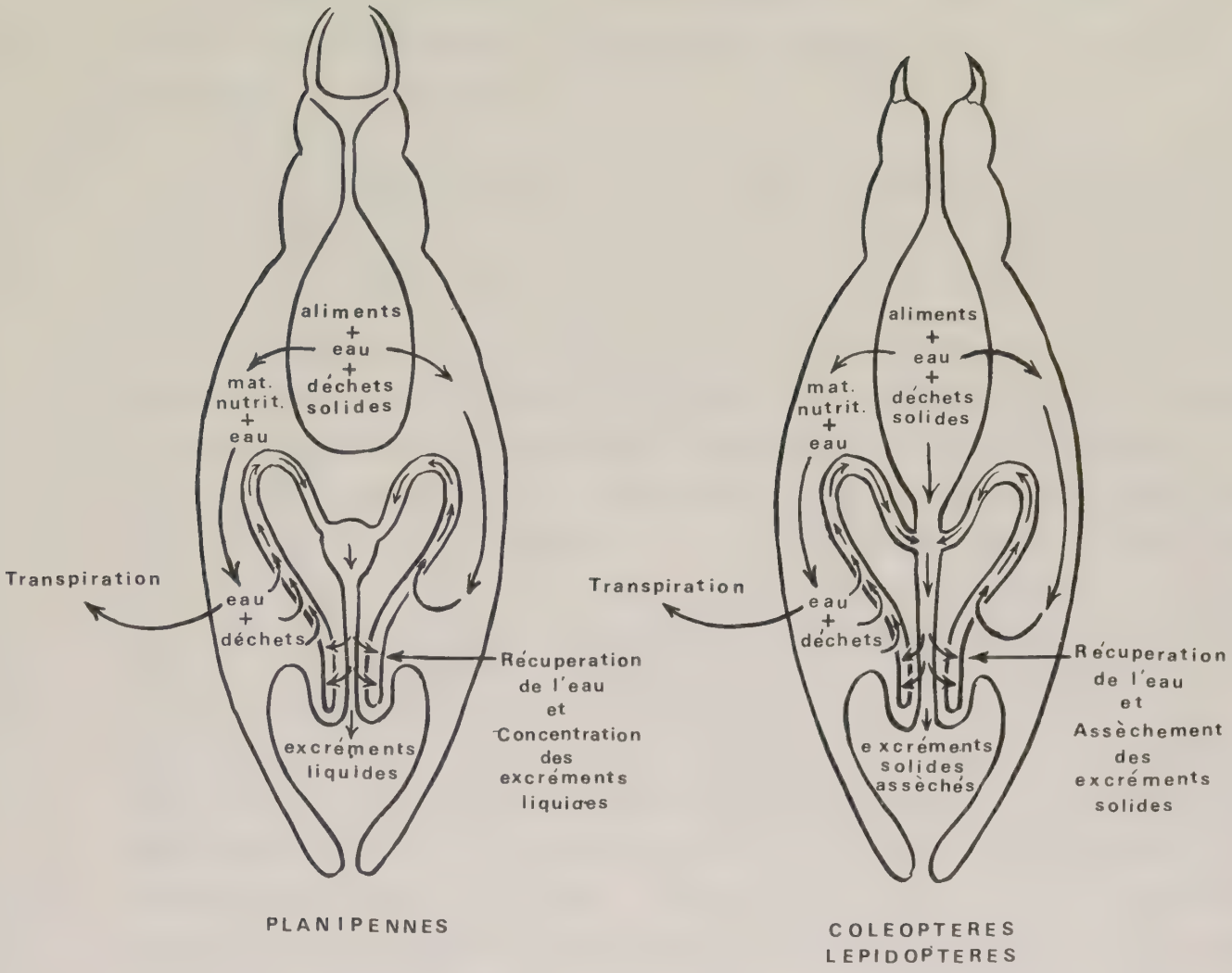


FIGURE 50. - Schéma de l'interprétation fonctionnelle du cryptonéphridisme chez les larves de Planipennes et chez les autres insectes (Coléoptères - Chenilles de Lépidoptères).

Les Planipennes diffèrent donc profondément des autres insectes (Coléoptères et Lépidoptères), et les schémas représentés sur la figure 50 illustrent ces différences.

Chez les larves de Planipennes, en effet, l'excrétion se borne au rejet de substances en solution dans le sang, et la récupération de l'eau par les tubes de Malpighi cryptonéphridiés doit avoir pour résultat une concentration plus élevée des liquides rejetés. Peut-être même, la quantité de liquides rejetés et leur concentration sont-elles fonction de la transpiration de l'insecte. Mais malgré ces grandes différences entre les Planipennes et les autres insectes, l'importance fondamentale de cet équilibre de l'eau, revient dans les deux cas, à la transpiration. Notre explication, a pour avantage, de faire comprendre pourquoi le cryptonéphridisme trouve sa place aussi bien chez les insectes vivant dans des milieux très secs, que chez les insectes vivant dans des milieux d'humidité normale, puisque ce dispositif anatomique se borne à compenser une différence. Il est vraisemblable que le Fourmilion qui doit se contenter d'apports d'eau rares et limités, n'a qu'une transpiration très faible. Les larves de Chrysopes au contraire, qui ont une riche alimentation en eau sont sans doute mal adaptées à la lutte contre une transpiration excessive, et c'est ce qui expliquerait que leur dispositif cryptonéphridié soit si important. L'Osmyle qui vit dans un milieu d'humidité saturée, peut se contenter d'un dispositif de récupération plus simple, même si on admet que sa transpiration est excessive. Enfin, pour les insectes aquatiques, ce problème ne se pose plus, et c'est ce qui peut expliquer leur perte du cryptonéphridisme.

En conclusion, notre étude du cryptonéphridisme des larves de Planipennes en fonction de l'humidité de leur milieu habituel, nous permet de mettre en évidence une série évolutive, où l'écologie et la physiologie vont de pair avec l'anatomie.

Le cryptonéphridisme présente son développement maximum chez les espèces aériennes vivant dans des milieux très secs (Myrmeleon), ou d'humidité moyenne

(Chrysopa) qui possèdent les uns et les autres six tubes de Malpighi cryptonéphridiés sur une grande longueur.

Chez les larves d'Osmylus qui vivent au bord de l'eau en atmosphère saturée, le cryptonéphridisme est moins important ; cette espèce ne possède que cinq tubes cryptonéphridiés sur une faible longueur.

Enfin chez les espèces aquatiques, le cryptonéphridisme disparaît. La larve de Sisyra possède encore un seul tube cryptonéphridié, sans aucune fonction réelle, que nous considérons comme un organe résiduel. La larve de Neurorthus montre le terme extrême de cette évolution, puisqu'elle ne présente plus la moindre trace de cryptonéphridisme : ses huit tubes de Malpighi sont libres.

A la lumière de ces faits, nous interprétons le cryptonéphridisme comme un dispositif anatomique, jouant un rôle important dans la régulation en eau du milieu intérieur. Il jouerait, selon nous, un rôle compensateur à la perte de l'eau par transpiration, et cette explication nous permet d'interpréter tous les exemples de cryptonéphridisme, quelque soit le milieu extérieur, ou la consistance des excréments.

4°) - LES FONCTIONS SERICIGENES DES TUBES DE MALPIGHI

A la fin de la vie larvaire, les tubes de Malpighi acquièrent une fonction nouvelle, et se transforment partiellement, en glandes séricigènes, qui élaborent la soie qui sera évacuée par l'anus et servira à la confection du cocon de nymphose. Bien que ces formations ne correspondent pas exactement au but que nous nous sommes fixés pour ce travail, nous ne pouvons passer sous silence cette activité des organes excréteurs, d'autant plus qu'il est admis, qu'il y a de grandes parentés, entre l'excrétion et la production de soie. Aussi, résumerons-nous ici, l'essentiel des connaissances actuelles sur ce sujet. Dès 1852, HAGEN, au cours de son étude sur l'Osmyle, avait représenté les deux portions différentes des tubes de Malpighi, mais n'avait

pas compris leur signification, et n'avait pas représenté correctement les noyaux des cellules séricigènes. C'est, semble-t-il, MacDUNNOUGH (1909) qui eut le mérite de comprendre, le premier, chez la Chrysope, la signification de ces transformations, et qui signale, pour la première fois, les noyaux géants, polylobés, caractéristiques de cellules séricigènes. Mais l'étude la plus complète réalisée sur ce sujet, reste encore celle de LOZINSKI (1920-1922), sur le Fourmilion. Enfin, nous avons nous-même décrit, dans une précédente publication (1965), l'appareil séricigène de la Sisyre.

A la fin de la vie larvaire, les tubes de Malpighi de certaines larves de Planipennes comme la Sisyre (fig. 51), montrent, à la dissection, deux régions distinctes. La partie distale reste mince et ne subit aucune transformation, elle conserve, sans doute, sa fonction excrétrice normale. La partie basale, au contraire, devient volumineuse ; les tubes s'hypertrophient, leur diamètre est irrégulier et ils prennent un aspect neigeux caractéristique. Chez la Chrysope au contraire, la zone séricigène conserve le même diamètre que la zone excrétrice et n'est pas directement visible à la dissection. Libres ou cryptonéphridiés, tous les tubes de Malpighi sont intéressés par cette transformation. Mais la longueur des tubes affectés par ce changement d'aspect, varie selon les espèces, et, à l'intérieur d'une même espèce, selon chacun des tubes considérés.

Chez le Fourmilion, selon LOZINSKI, la presque totalité des tubes devient séricigène, à l'exception d'une toute petite portion, située, chez les tubes cryptonéphridiés, juste en avant de leur jonction avec l'intestin postérieur.

Chez la Chrysope, l'Osmyle et la Sisyre, une portion relativement grande des tubes, ne subit aucune transformation et reste, vraisemblablement, excrétrice. Cependant, chez la Sisyre, nous avons déjà signalé que cette zone excrétrice était de longueur fort inégale, pour chacun des huit tubes de Malpighi (fig. 51). C'est ainsi que nous avons toujours observé, deux tubes excréteurs forts courts, formés seulement de dix à quinze cellules, (observation

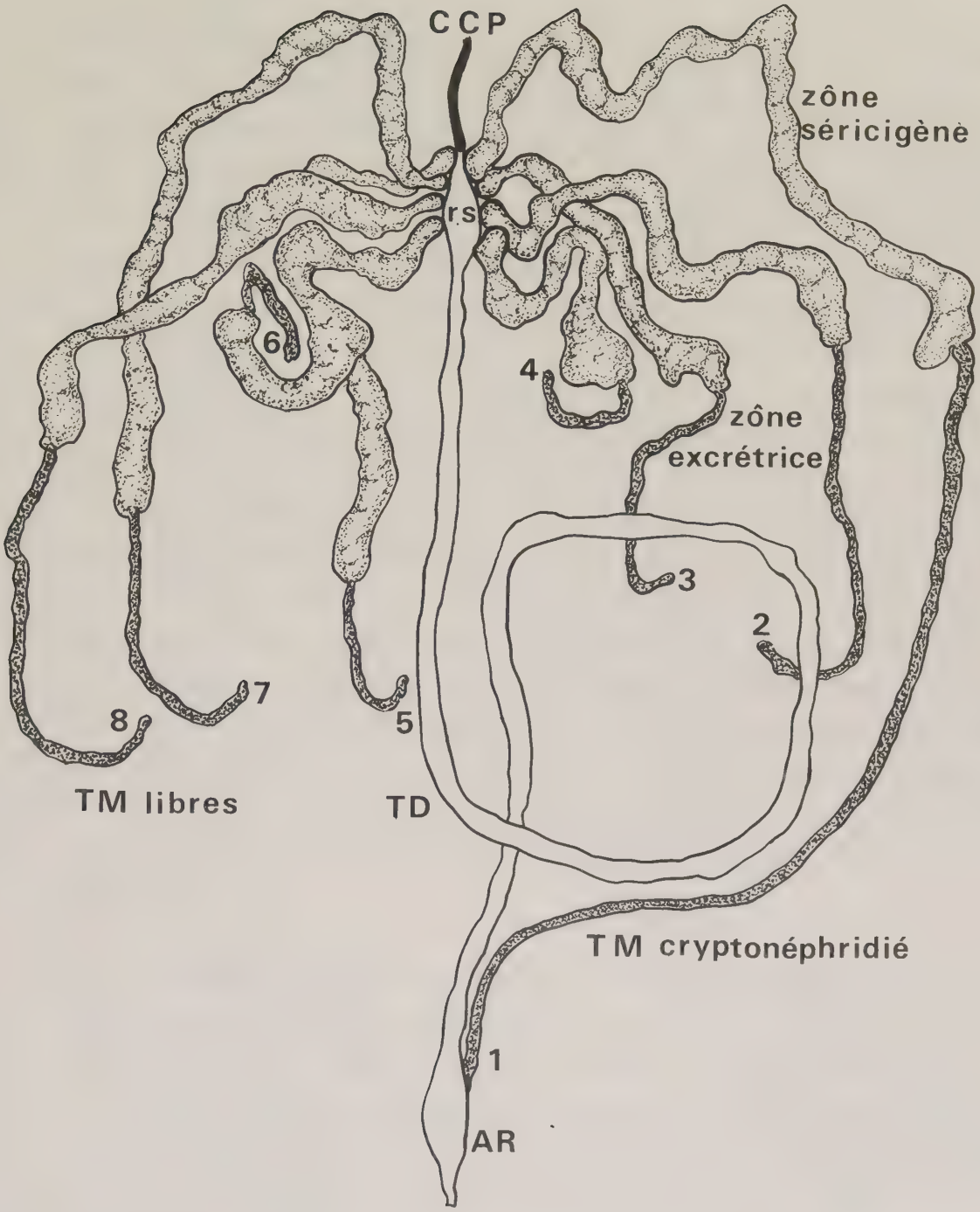


FIGURE 51. - Sisyra fuscata
Dissection de l'intestin postérieur et des tubes de Malpighi séricigènes dans la région basale et excréteurs dans la région apicale.
c.c,p. : cordon cellulaire plein - r.s. : réceptable de la soie -

faite par comptage des noyaux, après coloration in toto de la dissection, par la méthode de Feulgen). Cinq tubes (libres aussi), ont une partie distale excrétrice d'une longueur que l'on peut qualifier de moyenne, formée de 23 à 29 cellules. Enfin, l'unique tube de Malpighi cryptonéphridié de cette espèce, conserve une portion excrétrice fort longue : elle décrit de nombreuses boucles avant de rejoindre l'ampoule rectale. Mais quelle que soit l'espèce ou la longueur de cette zone excrétrice, toutes les cellules ont une structure identique, fort simple, et leurs noyaux restent petits et arrondis jamais ramifiés (fig. 52). La portion séricigène, au contraire, est volumineuse et, chez la Sisyre, le diamètre des tubes de Malpighi, à ces endroits, est parfois égal au triple du diamètre de la partie excrétrice, non différenciée. Les cellules, également, sont géantes. Elles sont disposées en situation opposée et alternée (comme les cellules de la région excrétrice d'ailleurs). Les cellules séricigènes sont caractérisées principalement par leurs noyaux ramifiés et arachnoïdes, et leur allure varie peu d'une espèce à l'autre, bien que les noyaux observés chez Sisyra (fig. 52) semblent nettement plus ramifiés que ceux de la Chrysope ou du Myrmeleon (fig. 53). Le passage de la zone excrétrice à la zone séricigène est très brusque chez la Sisyre, tandis que chez le Fourmilion, LOZINSKI observe une courte région de transition entre le type cellulaire simple et le type ramifié (fig. 53 C).

Cependant, chez la Sisyre, nous avons précédemment signalé, que tous les noyaux de la portion séricigène ne nous paraissent pas tout à fait semblables (fig. 52). Dans la partie distale, (la plus proche de la région excrétrice), les noyaux sont très fortement ramifiés, et montrent un nombre considérable d'arborisations occupant toute la cellule ; dans la partie basale, (la plus proche de l'intestin), les noyaux sont nettement moins ramifiés, leurs lobes sont grêles et ils n'occupent pas la totalité de la cellule. Peut-être ces différences de structures seraient-elles à rapprocher des différentes zones fonctionnelles décrites chez les glandes à soie des Lépidoptères. Chez les chenilles de Lépidoptères, en effet, les auteurs ont coutume de distinguer la région sécrétrice aux noyaux polylobés, du réservoir aux no-

FIGURE 52. - Sisyra fuscata
Noyaux des tubes de Malpighi après coloration par la méthode de Feulgen.
A gauche : portion située à la partie distale de la zone sericigène : remarquer le passage brutal de la portion sericigène. A (à noyaux ramifiés) à la partie excrétrice B (pourvue de noyaux simples.
A droite : portion située à la partie basale de la zone sericigène au confluent du réceptable de la soie (R.S.). Les noyaux sont moins ramifiés que dans la figure de gauche.

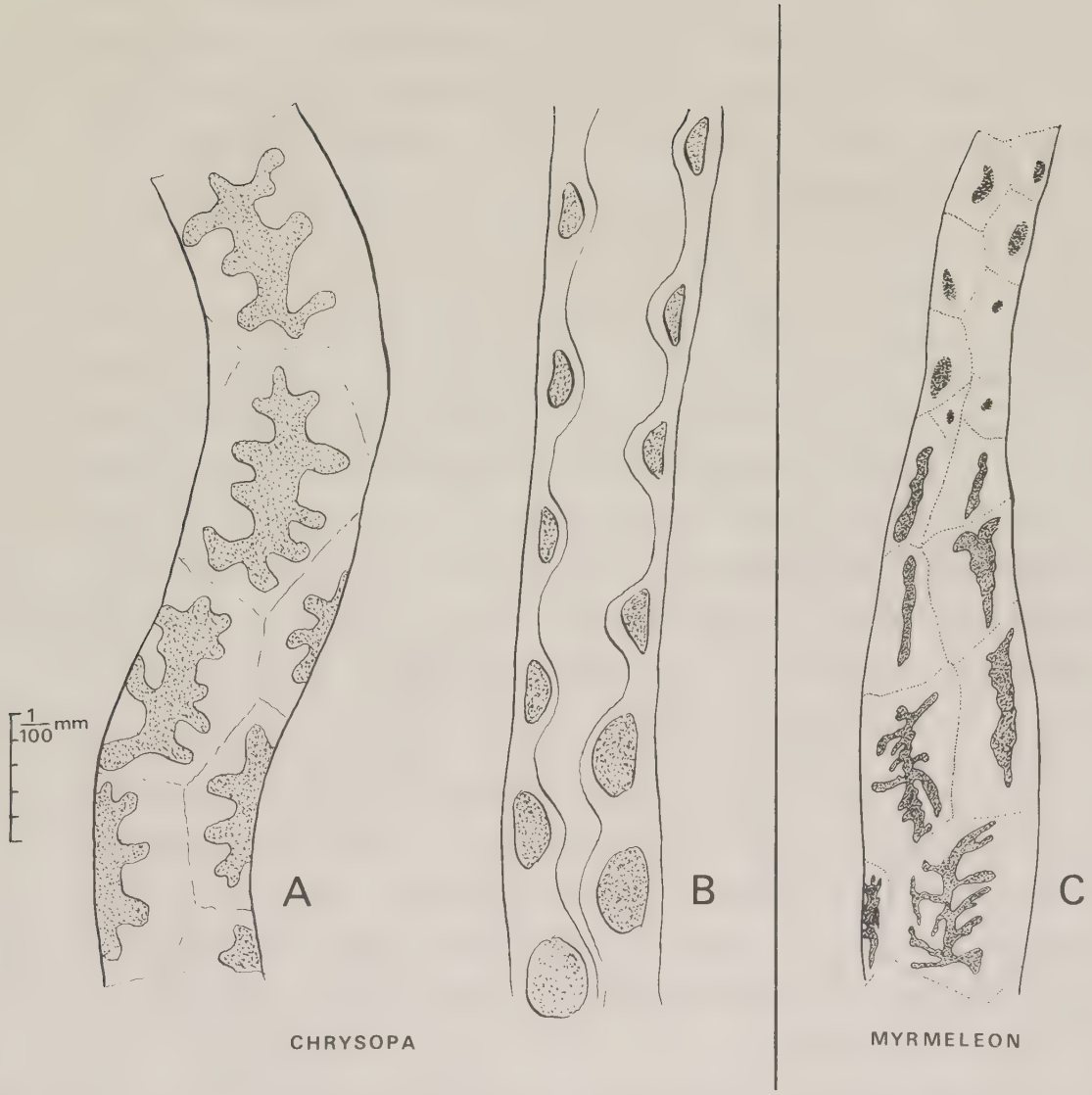


FIGURE 53. - Aspect des noyaux des tubes de Malpighi dans les régions sériciqène et excrétrice.
Chrysopa : stade II. A : zone sériciqène (noyaux ramifiés)
B : zone excrétrice (noyaux simples)
(contrairement à la Sisyre, il n'y a que peu de différence entre le diamètre du tube de Malpighi dans la zone sériciqène et dans la zone excrétrice).
Myrmeleon (d'après LOZINSKI)
C : Remarquer la zone de transition entre la région excrétrice en haut à noyaux arrondis et la zone sériciqène en bas avec les noyaux ramifiés.

yaux moins lobés. La soie est évacuée par le canal dont les noyaux ont une structure ovoïde normale. Il nous semble donc que chez la Sisyre, la partie distale à noyaux très ramifiés peut être assimilée à la portion sécrétrice, tandis que la zone proximale, proche du réceptable de la soie, constituerait un réservoir. La comparaison peut être poussée plus loin, si l'on compare le tube digestif postérieur (dont les cellules ont des noyaux petits et ovoïdes) au canal excréteur des glandes à soie des Lépidoptères. Ainsi, l'étude détaillée de l'appareil nucléaire des tubes de Malpighi et de l'intestin postérieur de la larve de Sisyre met en évidence une grande similitude de structure cytologique avec les glandes à soie des Lépidoptères. Une telle ressemblance d'organes aussi différents, est en rapport direct, semble-t-il, avec les fonctions physiologiques similaires de ces deux organes. On doit d'ailleurs signaler, à ce sujet, que ces ressemblances avaient été reconnues dès 1922 par LOZINSKI, qui s'était, par ailleurs, attaché à l'étude cytologique de la sécrétion de la soie. D'après cet auteur, la transformation des noyaux des tubes de Malpighi, serait précédée par une "réduction végétative" qui consisterait en l'expulsion d'une partie du matériel chromatique, avant qu'il amorce sa croissance et sa ramification. La production de soie elle-même, serait caractérisée par l'apparition de nucléoles volumineux, qui seraient rejetés hors du noyau, et participeraient par leur propre substance à l'élaboration d'une partie de la soie, l'autre partie provenant du cytoplasme. Selon cet auteur, après avoir produit la soie, les cellules malpighiennes reprennent leur forme primitive ainsi que leur fonction excrétrices. Au sujet de ces études cytologiques, on ne peut manquer de remarquer que ce travail avait été fait dans le laboratoire de St. MAZIARSKI, qui avait lui-même décrit chez les glandes séricigènes des Lépidoptères, l'existence de nucléoles également volumineux, qui auraient été expulsés dans le cytoplasme. Cette dernière interprétation s'est, par la suite révélée inexacte, (GRASSÉ et LESPERON, 1934), et nous n'avons donc pas été surpris de ne pouvoir retrouver, sur nos coupes histologiques, des images comparables à celles de LOZINSKI. Nous pensons donc que les cellules séricigènes des tubes de Malpighi des Planipennes, fonctionnent exactement comme les cellules des glandes à soie des Lépidoptères, et qu'elles filtrent les constituants du sang nécessaires à l'élaboration de la soie. L'étude cytologique de la sécrétion de soie mériterait de nouvelles études.

La soie ainsi produite par les tubes de Malpighi, se déverse dans l'intestin postérieur, puis s'accumule dans l'ampoule rectale, et, est généralement émise par l'anus, qui sert de filière. Dans la majorité des cas (Chrysopa, Osmylus, Neurorthus), l'ampoule rectale a une structure simple et se termine par un rectum pourvu d'un sphincter musculeux. Chez ces espèces, l'extrémité abdominale est longue et mince. Les dix segments abdominaux sont extérieurement visibles. Le dernier d'entre eux, comporte parfois un dispositif adhésif, fait de bourrelets exsertiles, à musculature interne dépendant de la région anale plus ou moins développée. Les plus perfectionnés se trouvent chez l'Osmyle, qui possède un véritable grappin, formé de deux lobes rétractiles, hérissés de puissants crochets chitineux, qui permettent à l'insecte, de s'agripper au substrat. Mais chez toutes ces espèces, c'est le rectum lui-même, mobile et pointu, qui sert de filière à l'insecte.

Mais à côté de ce dispositif simple, il existe deux espèces, la Sisyre et le Fourmilion qui, à des titres divers, présentent une filière plus compliquée.

Chez la Sisyre, nous avons déjà décrit précédemment la filière (1965) qui remplit presque entièrement l'ampoule rectale. La partie terminale de l'intestin postérieur s'enfonce profondément à l'intérieur de l'ampoule rectale, et se divise curieusement en deux parties pointues, à l'extrémité desquelles se fait la sortie de la soie (fig. 47). Nous avons pu vérifier l'anatomie si particulière de cet appareil bifide sur des organes fraîchement disséqués, sur des préparations massives de l'ampoule rectale colorées in toto, par la méthode de FEULGEN, ainsi que sur des coupes histologiques (fig. 47 D, E, F). Par ailleurs, l'examen des fils de soie au microscope, confirme ce que laissait présager la structure de la glande. Le fil est bien constitué par l'union de deux brins étroitement soudés. Cette soudure doit se faire, lors du passage de la soie, au niveau du sphincter anal musculeux qui doit jouer un rôle analogue à celui de la presse à soie des Lépidoptères, bien que sa structure soit beaucoup plus simple. Ainsi, chez la Sisyre, les irrégularités de filage sont-elles très nombreuses, mais on remarque qu'elles sont toujours rigoureusement parallèles dans les deux brins fondamentaux.

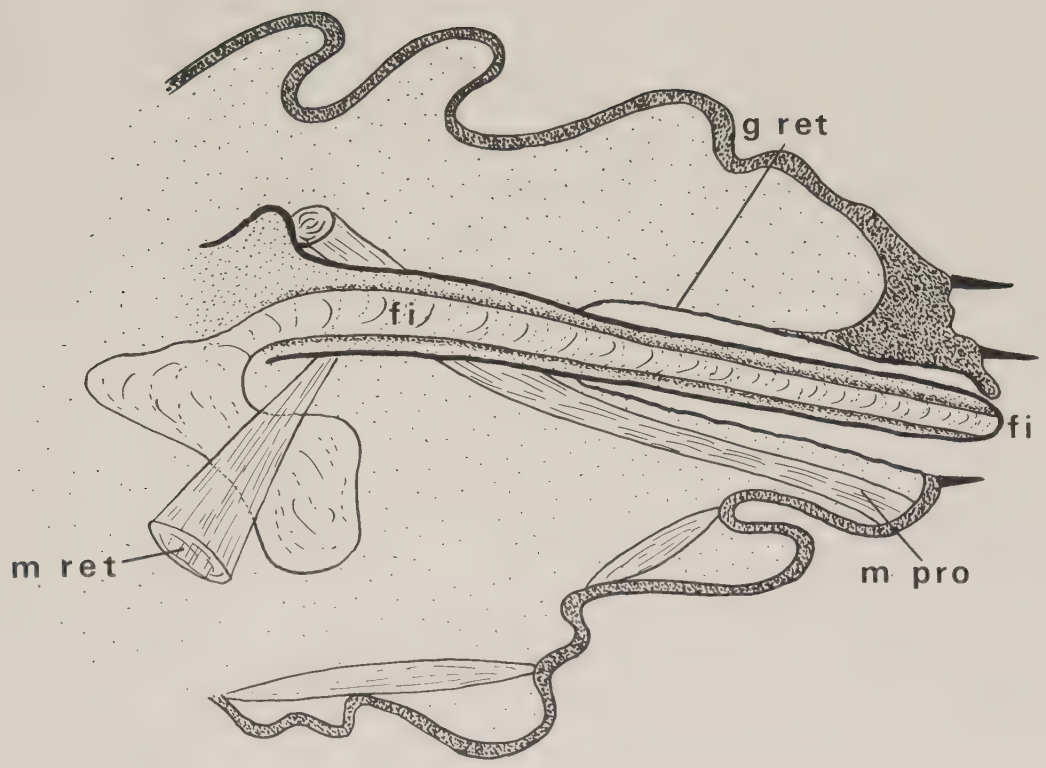


FIGURE 54. - Myrmeleon formicarius
Coupe longitudinale de la filière (d'après LOZINSKI).
fi : filière - g ret : gaine de rétraction - m. pro : muscle protracteur - m. ret : muscles rétracteurs de la filière.

La filière des Myrmeleonidés est complètement différente (LOZINSKI, 1922) (fig. 54). L'extrémité du corps n'est pas effilée, mais au contraire, tronquée et arrondie, à la suite de l'invagination des deux derniers segments qui se télescopent à l'intérieur de l'abdomen, et se transforment en une mince filière tubulaire qui peut se dévaginer, grâce à l'action d'un muscle protracteur, ou s'invaginer, grâce à un muscle rétracteur. Ce raccourcissement de l'abdomen, qui est, par ailleurs, hérissé de puissantes épines, et l'invagination d'une filière exsertile peuvent être considérés comme des adaptations à la vie de l'insecte dans les sables meubles, où il se tient habituellement. Un abdomen mince et fragile, comme celui des autres espèces ne résisterait sans doute pas aux mouvements brusques de l'insecte, lorsqu'il s'enfonce, à reculons, dans le sable où il aménage son entonnoir.

RESUME ET CONCLUSION

Nos observations ont porté sur six espèces de Planipennes : Chrysopa vulgaris, Drepanopteryx phalenoïdes Myrmeleon formicarius, Osmylus chrysops, Neurorthus fallax, et, Sisyra fuscata. Au cours de ce travail, nous avons recherché, avant tout, à mettre en évidence les particularités anatomiques de l'appareil digestif qui sont en relation avec la nourriture et le comportement alimentaire des larves de Planipennes, ainsi que ceux qui peuvent être mis en parallèle avec les caractéristiques essentielles de leur milieu écologique habituel.

Les larves de Planipennes, en effet, sont des prédateurs redoutables qui ne mastiquent pas leurs proies, mais leur injectent des liquides lysants qui dissolvent les tissus qu'elles aspirent ensuite. Ce comportement alimentaire, très particulier, n'est possible que grâce à l'anatomie hautement spécialisée des pièces buccales transformées en stylets, et du tube digestif antérieur caractérisé par une cavité buccale ou cibarium, très développée et transformée en pompe aspirante complétée elle-même par la pompe pharyngienne. Ainsi la première partie du mémoire est-elle consacrée à l'étude particulière de tout cet ensemble anatomique et à ses variations.

La seconde particularité fondamentale du tube digestif des larves de Planipennes, consiste, dans l'oblitération de l'intestin moyen, (vésicule chylifique), qui reste clos durant toute la vie larvaire. Les matières de déchets s'y accumulent donc, et ne sont rejetées qu'après la nymphose. Cette particularité anatomique, contraint donc les larves à n'émettre que des excréments liquides, produits par les tubes de Malpighi. Mais la régulation de la teneur en eau du corps, est attribuée à un dispositif anatomique particulier des tubes de Malpighi, qui sont étroitement appliqués à la paroi de l'intestin postérieur, au niveau de l'ampoule rectale, (tubes de Malpighi cryptonéphridiés). L'étude précise de ce dispositif et de ses variations

chez les différentes espèces, en fonction de l'humidité relative, de leur milieu écologique naturel constitue l'essentiel de la seconde partie de ce mémoire.

Ainsi les faits nouveaux ou confirmés au cours de ce travail peuvent-ils être résumés de la façon suivante :

PREMIERE PARTIE

Appareil buccal. - Les mandibules et les maxilles sont démesurément allongées, et transformées en stylets buccaux. La face inférieure de la mandibule, et la face supérieure de la maxille, sont creusées, chacune, d'une demi-gouttière, dont la réunion forme le canal alimentaire.

La forme de ces stylets est variable selon les espèces et peut, du point de vue fonctionnel , être réparti en deux grands types (fig. 11) : les stylets de type perforant, droits et pointus (Coniopterygidés, Dilaridés, Osmylus,Sisyra), et les stylets de type préhensile, courbés à leur extrémité (Chrysopidés, Hémérobiidés, Myrmeleonidés, Neurorthidés). Il n'y a aucune opposition fondamentale entre ces deux catégories qui sont construites sur le même plan, mais leur forme même, impose à l'insecte un comportement de chasse différent. Les premiers (type perforant), piquent leur proie, sans pouvoir les maintenir, et leur injectent un venin qui les immobilise (Osmylus), ou se nourrissent d'animaux immobiles (Spongilla) : exemple Sisyra. Les secondes, (type préhensile), sont capables de capturer leur proie, et de la maintenir entre leurs pinces.

La cohésion des stylets buccaux formés de la réunion de la mandibule et de la maxille, est assuré par deux coaptations. La coaptation latéro-interne, très simple assure seulement l'étanchéité du canal alimentaire du côté interne. La coaptation latéro-externe est beaucoup plus complexe ; nous avons suivi ses variations chez les différentes espèces (fig. 23). Cette coap-

tation est constituée par deux demi-gouttières, s'emboîtant l'une dans l'autre. La gouttière mandibulaire est tournée vers l'extérieur, tandis que la gouttière maxillaire est orientée vers l'intérieur. Nous montrons ici, que la perfection de cette coaptation est liée au manque de rigidité des stylets. Les dispositifs les plus perfectionnés se rencontrent en effet, chez les espèces possédant des stylets longs et minces (Sisyra). Nous montrons que l'évolution porte avant tout, sur trois points :

a) - Le profil du bord externe de la gouttière, qui devient de plus en plus compliqué.

b) - L'orientation de la coaptation : parallèle au plan horizontal chez les espèces les plus simples (Chrysopa, Drepanopteryx), elle devient oblique chez Myrmeleon, Neurorthus et Osmylus, et, devient complètement verticale chez la Sisyre.

c) - La différenciation d'un talon maxillaire interne (t.m.i.) qui augmente à la fois, la précision de la coaptation, et l'étanchéité du canal alimentaire.

Glande à venin intramaxillaire. - La maxille des larves de Planipennes est pourvue de glandes internes déjà maintes fois décrites par divers auteurs : la glande à venin, (ou glande médiane de WUNDT et ROUSSET), d'une part et la glande cavitaire (ou glande latérale) d'autre part. La première (la glande à venin) a été retrouvée chez la Chrysope, le Drepanopteryx, le Myrmeleon, le Neurorthus et l'Osmyle. Elle se présente chez Myrmeleon et Chrysopa sous l'aspect d'un massif cellulaire compact et globuleux (fig. 20 E et 13 D) chez le Drepanopteryx et l'Osmyle le massif cellulaire se poursuit à l'intérieur de la maxille (fig. 21 D). Chez le Neurorthus ces cellules forment un long cordon interne qui déversent ses sécrétions dans une vaste poche (fig. 18 D). Les sécrétions sont ensuite évacuées par un mince canal marginal creusé dans la chitine du bord interne de la maxille, (Canal venimeux) et qui débouche près de l'extrémité apicale de l'organe. Ce canal semble formé par délamination (Neurorthus) (fig. 18 D). Chez cette dernière espèce le canal venimeux

s'ouvre en effet largement à la base, dans une cavité. Enfin, la Sisyre, est complètement dépourvue de glande à venin et de canal venimeux (fig.22).

Les Muscles intramaxillaires. - Les maxilles sont également pourvues de muscles internes, formés de nombreux faisceaux musculaires, parmi lesquels WUNDT voit deux muscles distincts (M8 et M9). Nous avons retrouvé ces muscles intramaxillaires chez toutes les espèces, à l'exception de la Sisyre, qui en est dépourvue. Ces muscles s'insèrent, a leur partie supérieure, à la fois, sur la lame interne de la base du canal venimeux ou poche réceptrice, (en ce qui concerne les faisceaux musculaires de la base), et sur le plancher du canal alimentaire lui-même, (faisceaux musculaires distaux). Nous pensons donc, qu'ils jouent un rôle, à la fois, dans la succion et dans l'émission des sécrétions venimeuses.

Glandes salivaires. - En plus des glandes venimeuses, qui sont logées dans la maxille elle-même, et qui déversent leur sécrétion à l'extrémité des stylets buccaux, les larves de planipennes possèdent des glandes maxillo-mandibulaires (ou glandes céphaliques) qui déversent leur sécrétion à la base du canal alimentaire qui les refoule sans doute dans le corps de la proie. Ces glandes existent chez toutes les espèces étudiées ici. Elles ont une structure très simple ; elles sont toujours tubulaires et sont formées d'une seule assise de cellules. Mais leur importance est variable selon les espèces : elles sont particulièrement développées chez l'Osmyle, qui foudroie ses proies au moment de la piqûre. Parfois, elles sont localisées dans la tête seulement (Osmylus, Neurorthus), mais il arrive qu'elles se poursuivent jusque dans le thorax, (Chrysopa). Nous leur attribuons, avant tout, un rôle dans l'histolyse des tissus de la proie (page 52).

Enfin, les glandes labiales ou glandes salivaires proprement dites, restent mal connues. On sait qu'elles débouchent dans le salivarium, qui marque la limite entre le labium et l'hypopharynx. On sait aussi que cet orifice impair se divise rapidement en deux canaux très fins qui traversent la tête, mais on n'a jamais pu déceler leur présence au-delà (dans le prothorax). Tous nos efforts dans ce sens ont également échoué, et nous émettons l'hypothèse, que leur développement doit être très réduit, en raison même du fait que les sécrétions éventuelles doivent avoir de grandes difficultés à s'écouler dans la bouche, car le salivarium débouche au milieu de la coaptation prébuccale.

Cibarium et pompe alimentaire. - Le tube digestif antérieur est caractérisé par le grand développement de la cavité prébuccale, ou cibarium, situé en avant du ganglion frontal. Ce dernier se trouve, en effet, toujours placé en position postérieure, juste au niveau où le tube alimentaire décrit un coude plus ou moins marqué selon les espèces (fig. 26). Le cibarium a des aspects les plus divers : tubulaire (Neurorthus), triangulaire (Myrmeleon), en forme de T (Chrysopa) ou d'Y (Sisyra). Le cibarium est formé d'une partie ventrale, correspondant à l'hypopharynx, et d'une partie dorsale épipharyngienne. Sur ces deux parties, s'insèrent les muscles puissants qui forment la pompe alimentaire. Sur la partie dorsale (épipharyngienne), on trouve les muscles compresseurs du labre, (qui ont leur origine dans la région labrale) et la grosse masse des muscles dilatateurs dorsaux du cibarium (d.d.c.), qui ont leur origine sur le Clypeus. Sur la région ventrale (hypopharyngienne), s'insèrent les muscles dilatateurs ventraux du cibarium (d.v.c.), dont l'origine se trouve sur le tentorium. Cette pompe alimentaire cibariale est complétée par la musculature pharyngienne (muscles dilatateurs dorsaux et ventraux du pharynx).

La coaptation prébuccale. - Elle assure la fermeture de la bouche dans sa partie médiane, et reporte ainsi son ouverture vers les deux orifices latéraux restés libres. Elle résulte de la réunion du plafond supérieur du cibarium (épipharynx) et de son plancher inférieur (une partie du labium et une partie de l'hypopharynx). L'étude systématique de cette coaptation chez les différentes espèces nous a révélé une variété jusqu'ici insoupçonnée. Nous avons mis en évidence une série évolutive de complexité croissante (fig. 38). Dans les cas les plus simples (Neurorthus), l'hypopharynx et l'épipharynx sont seulement appliqués l'un contre l'autre, et le labre qui est très allongé, forme un rostre horizontal (fig. 31). La coaptation de l'Osmylus n'est guère plus perfectionnée, (fig. 32) mais chez la Chrysope, l'ajustage des pièces supérieure et inférieure est beaucoup plus précise (fig. 33). Chez le Myrmeleon, la coaptation atteint son maximum de perfection, et le labre participe à son édification (fig. 34 et 35). Nous montrons que cet ensemble comprend deux boutons pressions emboîtés l'un dans l'autre : le labre qui vient s'insérer dans la cavité labiale et le bouton hypopharyngien qui s'enfonce dans le labre et l'épipharynx enroulés vers l'intérieur. La première de ces coaptations qui forme un assemblage hermétique et précis, joue un rôle mécanique

dans le maintien de la fermeture ; la seconde, formée de téguments plus minces, ne sert qu'à compléter son étanchéité.

Enfin, la coaptation de la Sisyra, construite sur le même plan est cependant très regressée, (fig. 37), et nous pensons que cette simplification est liée à la différenciation de l'atrium buccal en une formation tubulaire sclérifiée en forme de Y.

Cette série évolutive met en évidence non seulement une perfection croissante du système d'occlusion, mais aussi un changement d'orientation du labre qui, primitivement horizontal (Neurorthus), devient oblique (Chrysopa), puis se rabat en position postérieure (Myrmeleon, Sisyra), et dans ces derniers cas, il participe lui-même à la coaptation.

Nous proposons également une explication sur le fonctionnement de cette coaptation qui ne s'ouvre qu'une seule fois, à chaque stade larvaire, juste avant la mue (page 80). Chez le Fourmilion, nous formulons notamment une hypothèse sur le rôle possible dans l'ouverture de la coaptation du muscle en éventail, qui s'insère, dans le labium, sur les parois de la "cloison W" (KORN), et à la base du palpiger (page 80 et fig. 34).

- Mécanisme de la succion

Nous proposons enfin, une explication du mécanisme de la succion qui, selon nous et contrairement à l'opinion de WUNDT, se fait en une seule fois, par contraction des muscles dilatateurs du cibarium dont l'action est complétée par la contraction simultanée des muscles internes de la maxille (page 84).

DEUXIEME PARTIE

Chez toutes les larves de Planipennes, l'intestin moyen (vésicule chylifique), est clos, et, ne présente aucune communication avec l'intestin postérieur. Ces deux portions du tube digestif sont seulement reliées entre elles par un mince pédicule : le cordon cellulaire plein. L'intestin postérieur comprend trois régions : la partie antérieure, qui reçoit les tubes de Malpighi, puis l'intestin postérieur proprement dit, souvent difficile à distinguer des tubes,

en raison de son faible diamètre, enfin l'ampoule rectale, souvent volumineuse, qui porte "l'organe pyriforme", invagination annulaire, qui contient l'extrémité des tubes de Malpighi cryptonéphridiés.

En raison des difficultés de la dissection, le dénombrement précis des tubes de Malpighi et le cryptonéphridisme étaient imparfaitement connus chez la plupart des espèces. Nous nous sommes plus particulièrement attachés à résoudre ce problème, et nous décrivons cette portion du tube digestif chez chacune des espèces étudiées (page 89 à 104).

Nombre total des tubes de Malpighi

Nous pouvons affirmer de façon certaine que toutes les espèces étudiées ici, possèdent huit tubes de Malpighi, à l'exception de l'Osmyle qui n'en possède que sept, sans que cette singularité soit explicable.

Le Cryptonéphridisme et ses variations en fonctions de l'écologie de l'insecte

Le Cryptonéphridisme est généralement interprété comme un dispositif anatomique, permettant une récupération de l'eau par les tubes de Malpighi, au niveau de l'intestin postérieur, et cette interprétation s'appuie sur le fait que de telles espèces vivent souvent dans des milieux fort secs, et émettent des excréments asséchés (ex : Tenebrio molitor). Mais ce point de vue n'est pas unanimement accepté, car certains insects (comme le Doryphore) vivent dans des milieux d'humidité normale, et émettent des excréments non asséchés. Nous avons donc essayé de comparer, chez les différentes espèces, le développement du cryptonéphridisme, et le degré d'humidité de leur milieu habituel. Les larves de Planipennes, en effet, nous offrent une remarquable série d'espèces vivant dans des milieux d'humidité croissante : tandis que le Fourmilion vit dans un milieu quasi désertique (30 - 50 % - H.R.), la Chrysope vit dans un milieu d'humidité moyenne (60 - 75 % - H.R.), et l'Osmyle dans un milieu d'humidité saturée (plus de 95 % - H.R.). La Sisyre et le Neurorthus enfin sont complètement aquatiques. NOUS AVONS AINSI PU CONSTATER QUE LES TUBES DE MALPIGHI CRYPTONEPHRIDIES, QUI SONT AU NOMBRE DE SIX CHEZ MYRMELEON, CHRYSOPA ET DREPANOPTERYX, NE SE RETROUVENT PLUS QU'AU NOMBRE DE

CINQ CHEZ OSMYLUS, ET DISPARAISSENT CHEZ LES DEUX ESPECES AQUATIQUES NEURORTHUS ET SISYRA, BIEN QUE CHEZ CETTE DERNIERE, ON OBSERVE ENCORE UN SEUL TUBE CRYPTONEPHRIDIE, CERTAINEMENT NON FONCTIONNEL, QUE NOUS INTERPRETONS COMME UN ORGANE RESIDUEL.(Fig. 49). Nous en concluons que cette disparition du cryptonéphridisme, chez les espèces aquatiques, pour lesquelles le problème de l'économie de l'eau n'existe pas, est la preuve évidente que ce dispositif anatomique joue bien un rôle dans la régulation de la teneur en eau du milieu intérieur. Nous confirmons cette interprétation, en recherchant à tenir compte de la longueur totale des portions de tubes de Malpighi cryptonéphridiés, qui nous fournissent un chiffre, (exprimé par rapport à la longueur totale de l'intestin postérieur), qui traduitde façon plus suggestive, à notre avis, l'importance des échanges à ce niveau (tableau III page 108 et tableau IV page 109).

Nous proposons enfin une interprétation fonctionnelle du cryptonéphridisme chez les larves de Planipennes (page 114 et fig. 50), en tenant compte que ces insectes n'émettent que des excréments liquides. Nous pensons, en effet, que le cryptonéphridisme joue un rôle compensateur à la perte d'eau par transpiration, et cette explication nous permet même d'interpréter tous les exemples de cryptonéphridisme, quelque soit le milieu extérieur ou la consistance des excréments.

Adaptation à la prise de nourriture	Stylets buccaux	Profil de la coaptation Md-Mx	Drepanopteryx — en creux	Chrysopa de vague —	Neurorthus ------- en becs inversés ------	Myrmeleon	Osmylus	Sisyra a tenon et mortaise
		Angle de l'axe de la coaptation	10°	10°	30°	45°	65°	80°
		Indice d'élongation	4,5	12	16,5	25	31	50
	Cibarium	Forme	Neurorthus tubulaire	Osmylus ----- en	Drepanopteryx entonnoir ----------	Myrmeleon	Chrysopa en T	Sisyra en Y
		Angle avec l'horizontale	25°	40°		55°	70°	85°
		Coaptation prébuccale	Neurorthus	Osmylus		Chrysopa	Myrmeleon	Sisyra
Adaptation à la Récupération de l'eau dans le milieu intérieur	Humidité du milieu habituel		Myrmeleon sec 30-50%H.R.	Chrysopa normal 60-75%H.R.	Drepanopteryx normal 60-75%H.R.	Osmylus saturé 95-98%H.R.	Sisyra aquatique	Neurorthus aquatique
	Nombre de Tubes de Malpighi cryptonéphridiés		6	6	6	5	1	0
	Coéfficient de Récupération de l'eau		2,70	1,78		0,34	0,15	0

FIGURE 55. - Schéma récapitulatif de quelques séries évolutives mises en évidence chez les larves de Planipennes.

C O N C L U S I O N

Nous décrivons, chez les larves de Planipennes, de nombreuses adaptations anatomiques à la capture ou à la succion des proies, ainsi qu'au milieu écologique. Ces adaptations montrent que si les adultes ont conservé bon nombre de caractères archaïques qui justifient leur classement parmi les Holométaboles les plus primitifs, les larves, au contraire, doivent être considérées comme des formes hautement spécialisées. Vouloir retrouver, chez elles, le plan primitif des larves des Holométaboles, serait une illusion, car la spécialisation de leur mode de nourriture, a entraîné de nombreuses modifications anatomiques auxquelles on ne saurait donner de signification phylétique, et ont altéré bon nombre de caractères primitifs. Cette évolution indépendante de la larve et de l'adulte, n'est pas pour nous surprendre. Elle constitue l'un des caractères fondamentaux des Holométaboles, et leur a permis de peupler les milieux les plus divers.

Les différents caractères adaptatifs que nous décrivons ici ne sont pas également développés chez les différentes espèces, et les diverses séries évolutives que nous avons établies sont toutes différentes. Un même insecte pourra donc être, à la fois, peu évolué, si l'on considère un caractère donné et hautement spécialisé, si l'on en considère un autre.

A côté de nombreux caractères épars qui ne forment pas de séries véritables (comme la glande maxillo-mandibulaire très développée chez l'Osmyle, qui foudroie ses proies), nous avons parfois pu mettre en évidence de véritables séries évolutives dont les principales sont les suivantes :

- Evolution de la coaptation maxillo-mandibulaire (fig. 23). Elle est nécessaire à la formation du canal alimentaire. Nous montrons qu'elle a un rôle purement mécanique et que son perfectionnement est lié, avant tout, au manque de rigidité des stylets.

- Evolution de la coaptation prébuccale (fig. 38). Elle assure la continuité du canal alimentaire avec le cibarium. Nous montrons que sa complexité est liée à la position du labre, qui passe de l'horizontale à la verticale et finit par s'incorporer à elle.

- Evolution de l'orientation de l'angle de cibarium (fig.26). Elle est indépendante du prognathisme de la tête, mais à son terme (Sisyra), lorsque le cibarium est franchement vertical, elle permet une plus grande mobilité des stylets dans le plan vertical.

- Adaptation au degré d'humidité du milieu extérieur. Elle intéresse principalement les tubes de Malpighi, et la récupération de l'eau se traduit par le cryptonéphridisme dont le développement atteint son maximum chez les espèces aériennes vivant en milieu sec ou d'humidité moyenne (Myrmeleon - Chrysopa), et décroît de façon spectaculaire, lorsque l'humidité s'accroît, pour disparaître avec la vie aquatique. Pour chacune de ces séries évolutives l'ordre des six espèces étudiées ici, (en allant de la plus primitive à la plus spécialisée), est différent. Afin de mieux faire sentir ces différences, nous avons résumé l'évolution de ces divers caractères sur un schéma synthétique (fig.55).

TABLEAU V

CLASSEMENT DES SIX ESPECES ETUDIEES DANS LE MEMOIRE POUR QUELQUES CARACTERES ADAPTATIFS

Espèces	Coaptation Md - Mx	Coaptation prébuccale	Angle du Cibarium	Cryptonéphridisme	Total
Chrysopa carnea	1	3	5	2	11
Drepanopteryx phalenoïdes	1	3	3	2	9
Myrmeleon formicarius	4	5	4	1	14
Osmylus Chrysops	5	2	2	4	13
Neurorthus fallax	3	1	1	6	11
Sisyra fuscata	6	6	6	5	23

Nous avons également résumé dans le tableau V, le classement de ces six espèces (en affectant des places ex oequo lorsque deux espèces présentent des caractères identiques), ce qui met en évidence leur degré de spécialisation pour un caractère donné. Nous avons, enfin, fait le total des places obtenues pour chacune d'elles, ce qui n'a aucun sens dans l'absolu, si ce nest que ces

chiffres montrent que presque toutes les espèces possèdent, en nombre sensiblement égal, un mélange de caractères primitifs et évolués, qui leur a donné finalement un nombre de points très voisins(de 10 à 13). Seule la Sisyre s'est révélée, de façon absolument constante, beaucoup plus spécialisée que toutes les autres espèces, et dans le tableau précédent, elle a obtenu 23 points ; ce qui signifie, qu'il s'agit bien là, d'une larve tout à fait exceptionnelle par les adaptations extrêmement, précises qu'elle présente sur tous les points.

B I B L I O G R A P H I E

ALDERSON (M.). - 1911. Notes on Chrysopa dorsalis, Burm.
Ent. Mo. Mag., XLVII, p. 49-56.

ALLEGRET (P.). - 1956. Etude des glandes séricigènes des Lépidoptères, leur rôle dans la physiologie du développement. Thèse - Paris -

ALLEGRET (P.) et MAGUER (M.A.). - 1963. Comptes-rendus. Ac. Sc. 256, p. 3507.

ANTHONY (M.H.). - 1902. The metamorphosis of Sisyra.
Amer. Natur., 36, p. 615-631.

ARROW (G.J.). - 1917. The life-history of Conwentzia psociformis.
Ent. Monthly Mag., 53, p. 254-257.

BERLAND (L.) et GRASSE (P.P.). - 1951. Super-Ordre des Névroptéroïdes, in : Traité de Zoologie de P.P. GRASSE. Paris, 10, fasc. 1, p. 3-69.

BRAUER (Fr.). - 1851. Verwandlungsgeschichte des Osmylus maculatus
Arch. Naturg. 1 Jg.17, p. 255-258.

BRAUER (Fr.). - 1854-1855. Beiträge zur Kenntniss des inneren Baues und der Verwandlung der Neuropteren.
Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 4 und 5, p. 463-472.

BRAUER (Fr.). - 1869. Beschreibung der Verwandlungsgeschichte der Mantispa styriaca, und Beobachtungen über die sogenannte Hypermetaphorphose Fabre's.
Verh Zoo. bot. Ges. Wien, 19, p. 831-840.

BRAUER (Fr.). - 1887. Ein Beitrag zur Kenntnis der Verwandlung der Mantispiden. Gattung symphrasis.
Zool. Anz. p. 212-218.

CARPENTIER (F.M).- 1940. A revision of the nearctic Hemerobiidae, Berothidae, Sisyridae, Bolystaechotidae and Dilaridae.
Proc. Amer. Acad. Arts et Sci., 74, 7, p. 193-280.

CRAMPTON (G.C.). - 1921. Sclerites of the Head and Mouth-parts of Certain Immature and Adult Insects.
Ann. Ent. Soc. Amer., XIV, p. 65-103.

DAVID (K.). - 1936. Beiträge zur Anatomie und Lebensgeschichte von Osmylus chrysops L.
Zsch Morph. Ökol, 31, p. 151-206.

DUNNOUGH (J.Mc). - 1909. Uber den Bau des Darms und seiner Anhänge von Chrysopa perla L.
Arch. Fur. Naturgesch., 75, p. 313-360.

ELTRINGHAM. - 1923. On the larva of Pterocroce storeyi.
Trans. Ent. Soc. London, p. 26.

ESBEN-PETERSEN (P.). - 1913. Addition to the Knowledge of the Neuropterous insect fauna of Corsica. II.
Ent. Medd. Bd. 10, p. 20-28.

ESBEN-PETERSEN (P.). - 1918-1919. Help notes towards the determination and the classification of the european Myrmeleonidae.
Entom. Middel. p. 97-127.

GAUMONT (J.). - 1965. Observations sur quelques Chrysopidae (insectes Planipennes) prédateurs d'Aphides.
Ann. Univ. A.R.E.R.S. REIMS, 3, p. 24-32.

GAUMONT (J.). - 1965. L'appareil digestif de la larve d'un Planipenne associé aux éponges d'eau douce : Sisyra fuscata.
Ann. Soc. Fr. (N.S.), 1, 2, p. 335-357.

GAUMONT (J.). - 1966. L'appareil respiratoire de la larve de Sisyra fuscata (Planipenne) et ses adaptations à la vie aquatique et aérienne.
Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.). II, (2), p. 449-455.

GAUMONT (J.). - 1967. Le Cryptonéphridisme des larves de Planipennes et ses variations en fonction de l'écologie de l'Insecte.
C.R. Acad. Sc. Paris, 264, Série D, p. 2642-2645.

GAUMONT (J.). - 1968. Nouvelles observations sur la disparition du cryptonéphridisme chez les larves aquatiques de Planipennes.
C.R. Acad. Sc. Paris, 266, Série D, p. 2097-2099.

GAUMONT (R.). - 1972. Névroptéroïdes, in Encyclopedia Universalis. PARIS. 11, p. 772-775.

GHILAROV (M.S.). - 1962. The larva of Dilar turcicus and the position of the family Dilaridae in the order Planipennia. (en Russe).
Revue d'Entomologie de l'U.R.S.S., 41, (2), p. 402-416.

GHILAROV (M.S.). - 1966. Excretory organs of terrestrial arthropods and the problem of Ecto and Entosomatic organs (en Russe). Academic des Sciences U.R.S.S. (Zoologie). Tome XIV. Fasc. 9, p. 1323-1335.

GILSON (G.). - 1894. La Soie et les appareils séricigènes. La cellule. T. 10 p. 37-63.

GRASSE (P.P.) et LESPERON (L.). - 1934. Quelques données nouvelles sur la sécrétion de la soie chez le Bombyx du Murier. Arch. Zool. Exp. et Gén. 76, p. 90-101.

GRASSE (P.P.) et LESPERON (L.). - 1936. Mue et Excrétion chez le Ver à Soie. C.R. Soc. Biol. 122, p. 1013-1015.

HAGEN (H.). - 1852. Die Entwicklung under innere Bau von Osmylus. Linn. ent. 7, p. 368-418.

HAGEN (H.). - 1859. Ausschlüpfen von Chrysopa-Larven. Stett, ent, Zeit. XX, p. 333.

HAGEN (H.). - 1873. Die Larven von Myrmeleon
Stett, ent, Zeit. XXXIV, p. 377-398.

HAGEN (H.). - 1878. Die Larven von Ascalaphus
Stett, ent, Zeit, XXXIV, p. 33-62.

HANDLIRSCH (A.) et BEIER (M.). - 1936. Neuroptera, in : Handb der Zool, KüKenthal, 4, fasc. 2, Insecta 2, p. 1414-1466.

VON HEYDEN. - 1896. Die Neuroptera. Fauna der Weiteren Umgebung von Frankfurt. Bericht über die Senckenbergische Naturforschende. Ges. in. Frankfurt. p. 114-118.

IMMS (A.D.). - 1911. On the life-history of Croce filipennis. Trans.Linn. Soc. London 2 nd Ser. Zool. XI. Part 10, p. 151-160.

JURBER (J.). - 1963. Contribuiçao parao estado da morfologia de Myrmeleon Januarius (Navas 1916) (Neuroptera : Myrmeleonidae). Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 61, fasc. 1, p. 165-176.

KILLINGTON (Fr. J.). - 1936-1937. A monograph of the British Neuroptera, I et II, vol. 122 publie par la Ray Society (Bibliographie).

KILLINGTON (Fr. J.). - 1946. On Psectra diptera including an account of its life-history.
Ent. mont. Magaz, vol. 82. p. 161-176.

KLAPALEK (F.). - 1917. Uber die von Herrn Prof. A. Hetschko in Korsika gesammelten Neuropteren nebst BemerKungen über einige ungenugend bekannten Arten. Wien. ent. Zeit. Bd. 36, p. 193-208.

KLINGSTED (H.). - Chrosome behavior and phylogeny in Neuroptera. Nature, vol. 139, p. 468-469.

KORN (W.). - 1942. - Die Muskulatur des Kopfes und des Thorax von Myrmeleon europaeus und ihre Metamorphose. Zool. JB. Anat. 68, 273-330.

KRÜGER (L.). - 1922. Beiträge zu einer Monographie der Neuropteren. Familie der Berothiden. Stettin, ent, Zeit, 83, p. 49-88.

KRÜGER (L.). - 1923. Beiträge zu einer Monographie der Neuropteren-Familie der Sisyriden. Stettin, ent, Zeit, 84, p. 25-67.

LACROIX (J.L.). - 1921. Etudes sur les Chrysopides. Note détachée sur Nothochrysa Capitata. Imprimerie du Progrès Niort. p. 1-2.

LACROIX (J.L.). - 1921. Etudes sur les Chrysopides. Note détachée sur quelques larves du groupe prasina. Imprimerie du Progrès Niort. p. 1-2.

LACROIX (J.L.). - 1921. Etudes sur les Chrysopides. Premier mémoire. Ann. Soc. Lin. de Lyon, p. 51-104.

LACROIX (J.L.). - 1921. Etudes sur les Chrysopides. Description sommaire de la larve de Chrysopa viridana. Bull. Soc. Ent. France, 12, p. 182-184.

LACROIX (J.L.). - 1922. Etudes sur les Chrysopides. Deuxième mémoire. Ann. Soc. Lin. de Lyon, p. 119-144.

LACROIX (J.L.). - 1922-1923. Etude sur les Chrysopidae. Notes sur quelques larves du groupe Chrysopa prasina Burm. Ann. Soc. Lin. de Lyon, 67-68, p. 153-159.

LACROIX (J.L.). - 1922-1923. Etudes sur les Chrysopidae. Notes détachées. Mém. Soc. Vulg. Sc. Nat. Deux-Sèvres, p. 37-52.

LACROIX (J.L.). - 1926. Etudes sur les Chrysopides ; l'hibernation chez Chrysopa vulgaris. Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest, Fr. (4° Série) t. VI, p. 1-24.

LAMPE (M.). - 1911. Anatomie und Histologie der Larve von Sisyra. In. Diss. Thèse Berlin, p. 1-55.

LEFROY. - 1910. Croce Filipennis larva. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc. p. 1005.1007.

LESTAGE (J.A.). - 1924. Où faut-il placer les Neurorthus ? Ann. Soc. Ent. Belg. 64, p. 65-72.

LESTAGE (J.A.). - 1925. L'Aquaticité supposée de la larve des Polystoechotes (Planipennia). Ann. Biol. Lacustre, 14, p. 187-199.

LEWIS. - 1911. Note on the larva of Mantispa - Journ. Quekett micr. Club, XI, p. 213.

LISON (L). - 1938. Morphologie des tubes de Malpighi de Melolontha (Coleopteres).
Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 69, 195-233.

LOZINSKI (P.). - 1908. Beitrag zur Anatomie und Histologie der Mundwerkzeuge der Myrmeleonidenlarven.
Zool. Anz. XXXIII, p. 473-484.

LOZINSKI (P.). - 1911. Uber die Malpighischen GefäBe der Myrmeleonidenlarven als Spinndrüsen.
Zool. Anz. 38, p. 401-417.

LOZINSKI (P.). - 1921. Cytologische Untersuchungen über die Umwandlung der Malpighischen gefässe der Myrmeleonidenlarven in Spinndrüsen und über die Spinnstoffsekretion.
Bull. Acad. Polan. Sci. Serie B - Cracovie p. 61-86.

McLACHLAN (R.). - 1881. Sartena (Hagen 1864) = Neurorthus (Costa. 1863).
Ent. Month. Mag. vol. 18, p. 89.

McLACHLAN (R.). - 1898. Neuroptera Planipennia Collected in Algeria by Rev - A.E. Eaton. Trans. Ent. Soc. London, p. 151-168.

MILLER (F.W.). - 1934. Musculature of the Lacewing (Chrysopa plorabunda).
J. Morph. 55, p. 29-47.

MORTON (K.J.) und STANDFUSS (M.). - 1910. Life history of Drepanopteryx phalaenoides.
Ent. Mo. Mag. 46, p. 54-62.

NAKAHARA (W.). - 1958. The Neurorthinae, a new subfamily of the Sisyridae.
Mushi. 32, fasc. 2, p. 19-32.

NAKAHARA (W.). - 1966. Hemerobiidae, Sisyridae and Osmylidae of Formasa and Ryukyu islands. Kontyû, 34, n° 3, p. 192-207.

NAVAS (L.). - 1912. Nemopteridae, in : genera Insectorum, 136^{e} fasc., 23 p.

NAVAS (L.). - 1914. Dilaridae, in Genera Insectorum, 156^{e} fasc., 14 p.

NAVAS (L.). - 1929. Monographia de la familia de los Berotidos.
Mem. Acad. Cienc. Exact. Zaragoza, vol. 2, p. 1-106.

NAVAS (L.). - 1935. Monographia de la familia de los Sisiridos.
Mem. Acad. Cienc. Exact. Zaragoza, vol. 4, p. 1-86.

NAVILLE (A.) et BEAUMONT (J.De). - 1933. Recherches sur les chromosomes des Névroptères.
Arch. d'anat. micros., vol. 29, p. 199-243.

NAVILLE (A.) et BEAUMONT (J.De). - 1936. Recherches sur les chromosomes des Névroptères.
Arch. d'anat. micros., vol. 32, p. 241-302.

OLD (M.C.). - 1933. Observations on the Sisyridae (Neuroptera). Papers of the Mich. Acad. Sci. Arts and Letters, 17, p. 681-684.

PACKARD (A.S.). - 1871. The Embryology of Chrysopa, and its Bearings on the Classification of the Neuroptera. Amer. Nat., p. 564-568.

PATAY (R.). - 1937. Cytologie des tubes de Malpighi du Doryphore.
C.R. Soc. Biol. 125, 439-441.

PATAY (R.). - 1938. Structure et fonction des tubes de Malpighi chez le Doryphore.
C.R. Soc. Biol., 129, 1098-1099.

PESSON (P.). - 1944. Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. Monographie Stns. Lab. Rech. Agron. Paris, 266 pages.

POLL (M.). - 1936. Contribution à l'étude de l'histophysiologie de l'appareil urinaire des larves de Myrmeleontides.
Mém. Musée roy. Hist. nat. Belg. 2^{e} série, fasc. 3, p. 636-666.

PRINCIPI (M.M.). - 1940. Contributi allo studio dei Neurotteri italiani. Chrysopa septempunctata et Chrysopa flavifrons.
Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, 12, p. 63-144.

PRINCIPI (M.M.). - 1943. Contributi allo studio dei Neurotteri italiani : Myrmeleon insconspicuus ed Euroleon nostras.
Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, 14, p. 131-192.

PRINCIPI (M.M.). - 1946. Contributi allo studio dei Neurotteri italiani : Nothochrysa italica.
Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna. t.15.

PRINCIPI (M.M.). - 1947. Contributi allo studio dei Neurotteri italiani : Ricerche su Chrysopa formosa su alcuni suoi parasiti.
Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna. 16, p. 134-175.

PRINCIPI (M.M.). - 1947. Contributi allo studio dei Neurotteri italiani. Synclisis baetica.
Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna. 16, p. 234-253.

PRINCIPI (M.M.). - 1954. Contributi allo studio dei Neurotteri italiani : Chrysopa viridana.
Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna. 20, p. 359-376.

PRINCIPI (M.M.). - 1956. Contributi allo studio dei Neurotteri italiani : Studio morfologico, etologico e sistematico di un gruppo omogenes di specie del gen. Chrysopa flavifrons, prasina, e clathrata.
Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna. 21, p. 319-410.

RABAUD (E.). - 1927. Etude biologique des larves de quelques Planipennes.
Bull. Biol. France et Belgique. 61, p. 433-499.

RIDLEY (H.N.). - 1880. Notis on the larve of Chrysopa. Entomologist. 13, p. 21-23.

ROUSSET (A.). - 1966. Morphologie Céphalique des Larves de Planipennes.
Mémoire Museum Hist. Nat. Paris, Série A, Zool. 42, 199 pages.

SAFFRE (G.). - 1957. Le tentarium de la larve du troisième stade d'Acanthaclisis (Synclisis) baetica. (Myrmeleonides). Bull. Soc. Zool. Fr. 82, (1), p. 28-37.

SAUNDERS (W.). - 1882. On the mouth of the larva of Chrysopa. Amer. Nat. p. 825-826.

SMITH (R.C.). - 1922 Juin. The Biology of the Chrysopidae. Ithaca, New-York - University, mémoire 58, p. 1291-1372.

STAGER (R.). - 1925. Studien am Ameisenløöwen. Biol. Zbl. 45, p. 65-93.

STANDUFSS (M.). - 1906. Bewegliche Puppen bei Insekten mit vollkommener Verwandlung. (Drepanopteryx phalenoïdes). Mitt. der Schweiz Entom. Ges. XI, p. 154-155.

STITZ (H.). - 1931. Planipennia in Schlulze P. Biologie der Tiere Deutschlands. 35, Insecta 4.

SUNDERMEIER (W.). - 1940. Der Hauptanzer des Kopfes und des Thorax von Myrmeleon europaeus und seine Metamorphose. Zool. Jb. (Anat.). 66, p. 291-348.

SULC (K.). - 1914. Über die Stinkdrüsen und Speicheldrüsen der Chrysopen. Sitzber der Konigl. bohm. Ges. d. Wiss. II. Classe. Prag. XI, p. 1-50.

TILLYARD (R.J.). 1917. Phylogeny of Ant-lions-Ent News, 28, p. 42.

TILLYARD (R.J.). 1918. Wing Structure and Classification of Neuroptera.
Proc. Linn. Soc. N.S.W. 43, p. 116-122.

TILLYARD (R.J.). 1918. A study of the Phylogeny of Holometabolous Insects.
Proc. Linn. Soc. N.S.W. 43, p. 265.

TILLYARD (R.J.). - 1918. Studies in Australian Neuroptera. N° 7. The life-history of Psychopsis elegans.
Proc. Linn. Soc. N.S.W. 43, p. 787-818.

TILLYARD (R.J.). - 1919. Archepsychops triassica gen. nov. and sp. nov.
Proc. Linn. Soc. N.S.W. 44, p. 205.

TILLYARD (R.J.). - 1919. Studies in Australian Neuroptera N° 8. Revision of the family Ithonidae, with Descriptions of New Genera and Species.
Proc. Linn. Soc. N.S.W. 1919. 44, p. 414-437.

TILLYARD (R.J.). - 1923. The life-history of the australian Mouth lacewing Ithone fusca. (Planipennia). Bull. Ent. Res., 13, 205-223.

TJEDER (B.). - 1959. Neuroptera-Planipennia. The lace-wing of Southern Africa Family Berothidae. S. Afr. Anim. Life. Res. Lund. Univ. Exped. (1950-1951), 6, 256-314.

VANNIER (G.). - 1961. Observations sur la biologie de quelques Chrysopides (Névroptères Planipennes).
Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris. Ser.2, 33, p. 396-405.

WITHYCOMBE (C.L.). - 1922. Notes on the Biology of some British Neuroptera
Trans. Ent. Soc. London. p. 501-594.

WITHYCOMBE (C.L.). - 1924. Some aspects of the Biology and Morphology of the Neuroptera, with special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance.
Trans. ent. Soc. London, 303-411.

WUNDT (H.). - 1961. Der Kopf der Larve von Osmylus Chrysops. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 79, 557-662.

ZWICK (P.). - 1967. Beschreibung der aquatischen larve von Neurorthus fallax und Errichtung der neuen Planipennierfamilie Neurorthidae fam. nov. Gewässer und Abwässer Heft 44-45. S 65-86 Bagel Düsseldorf.

LEGENDES DES PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

Clichés pris au microscope électronique à balayage. Appareil JEOL type J.S.M.$_2$ (Faculté des Sciences de Nantes - Laboratoire de Zoologie . Service du Professeur R. SELLIER)

Toutes les photographies sont orientées avec l'extrémité apicale dirigées vers le haut.

P L A N C H E I

(Mandibule)

Photo 1 : Myrmeleon formicarius : extrémité de la mandibule, vue face interne, mettant en évidence les écailles (e) et les sensilles (s) situées sur le bord interne du canal alimentaire. X 240.

Photo 2 : Myrmeleon formicarius : détails des écailles de la photo 1. Dents dirigées vers l'arrière. X 2400.

Photo 3 : Myrmeleon formicarius : mandibule. Détails des sensilles (s) de la photo 1. X 2400.

Photo 4 : Myrmeleon formicarius : mandibule. Ecailles vues de profil. X 2400.

Photo 5 : Myrmeleon formicarius : Mandibule (Md) et maxille (Mx) coaptées. Sur le bord interne de la mandibule, la photographie met en évidence les épines (e) et les sensilles (s). X 160.

Photo 6 : Myrmeleon formicarius : mandibule. Détails des sensilles du bord interne, type cannelé. X 480.

P L A N C H E II

(Mandibule)

Photo 7 : Chrysopa carnea : bord externe de la mandibule près du canal alimentaire. Le tégument est richement pourvu de minuscules épines dirigées vers l'arrière (qui jouent peut-être un rôle de harpons pour maintenir les proies). X 2400.

Photo 8 : Chrysopa carnea : mandibule : détails des épines représentées sur la photo 7. X 8000.

Photo 9 : Neurorthus fallax : extrémité de la mandibule vue face interne (inférieure). Le bord interne est crénelé en harpon. X 480.

Photo 10: Osmylus chrysops : extrémité de la mandibule, face interne, mettant en évidence le bord interne de la mandibule en harpon (h) formé de longues dents retenant les proies ainsi que le bord interne du canal alimentaire pourvu de fines denticulations (d). X 800.

Photo 11: Neurorthus fallax : mandibule. Denticulations internes tapissant l'intérieur du canal alimentaire (dents tournées vers l'arrière, elles empêchent, sans doute, la régurgitation des aliments). X 4800.

P L A N C H E III

(Maxille)

Photo 12: Myrmeleon formicarius : extrémité apicale de la maxille vue par la face externe (inférieure). On remarquera sur la droite des entailles en forme de harpons (h) et sur la gauche les écailles échinulées (e). X 800.

Photo 13: Myrmeleon formicarius : maxille. Détail d'une écaille échinulée du cliché 12. X 4800.

Photo 14: Chrysopa carnea : vue interne du bord du canal alimentaire de la maxille mettant en évidence les denticulations (d) dirigées vers l'avant précédemment observées en microscopie ordinaire (fig. 12 D). X 4800.

Photo 15 : Chrysopa carnea : maxille. Denticulations intérieures du canal alimentaire (extrémité apicale). Ces dents dirigées vers l'arrière empêchent sans doute la régurgitation des aliments. X 2400.

Photo 16 : Chrysopa carnea : extrémité de la maxille mettant en évidence les sensilles (s) à rôle vraisemblablement gustatif ou olfactif. X 4800.

Photo 17 : Osmylus chrysops : maxille vue face interne (supérieure) mettant en évidence de longues épines (e) placées au fond du canal alimentaire et dirigées vers l'arrière ; elles empêchent sans doute, la régurgitation des aliments. On voit aussi, sur la gauche, de longues dents (d) situées sur le bord interne du canal alimentaire ; on pourrait peut-être leur attribuer un rôle dans la coaptation latéro-interne, si l'on admet qu'elles peuvent s'emboîter dans les dents (d) correspondantes de la photo 10. On remarquera également sur la droite de ce cliché, la sensille (s) insérée dans une fente, ce qui est rare chez les insectes. X 1600.

P L A N C H E IV

(Maxille)

Photo 18 : Neurorthus fallax : extrémité de la maxille vue par la face interne (supérieure), mettant en évidence le canal alimentaire (c.a.), ainsi que les denticulations (d) situées sur le bord interne (à gauche). X 800.

Photo 19 : Neurorthus fallax : détails de l'extrémité de la maxille mettant en évidence, à droite, les sensilles (s) gustatives ou olfactives insérées au fond d'une dépression, ainsi que la terminaison complexe du canal alimentaire (c.a.), à gauche. X 2400.

Photo 20 : Neurorthus fallax : maxille, détails des denticulations en harpon de la photo 18. On ne saurait dire si ces dents assurent l'accrochage de la mandibule sur le bord interne, ou si ce sont des harpons qui retiennent les proies. X 2400.

P L A N C H E V

(Palpes labiaux)

Photo 21 : Myrmeleon formicarius : les dernièrs articles du palpe labial mettant en évidence les grosses sensilles (s) tactiles. X 800.

Photo 22 : Myrmeleon formicarius : palpe labial ; détail d'une sensille spinulée. X 2400.

Photo 23 : Myrmeleon formicarius : extrémité du palpe labial mettant en évidence les sensilles (s) gustatives ou olfactives. X 2400.

Photo 24 : Myrmeleon formicarius : palpe labial. Détails des sensilles de la photo 23. X 8000.

Photo 25 : Osmylus chrysops : extrémité du palpe labial mettant en évidence de longues sensilles gustatives ou olfactives. X 8000.

P L A N C H E VI

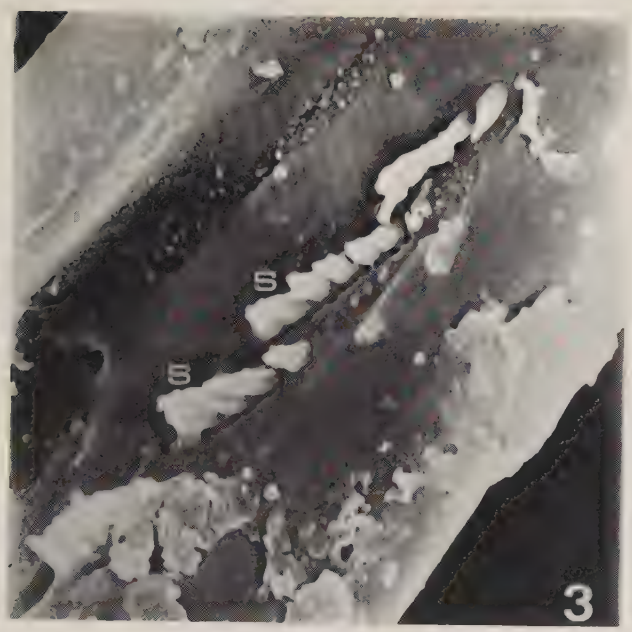
(Labre et Région clypéo-labrale)

Photo 26 : Myrmeleon formicarius : sensilles du bord antérieur de la région clypéo-labrale, à gauche du bouton-pression, schématisée en S sur la figure 34. X 800.

Photo 27 : Myrmeleon formicarius : détails des sensilles barbelées de la photo 26, et de leur insertion. X 2400.

Photo 28 : Neurorthus fallax : détails de l'extrémité du rostre, (labre) avec ses deux sensilles, vu par la face inférieure. X 1600.

PLANCHE I



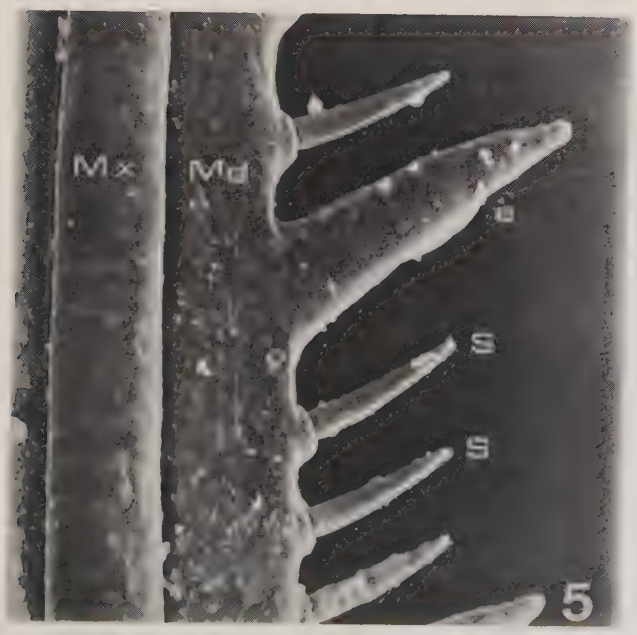
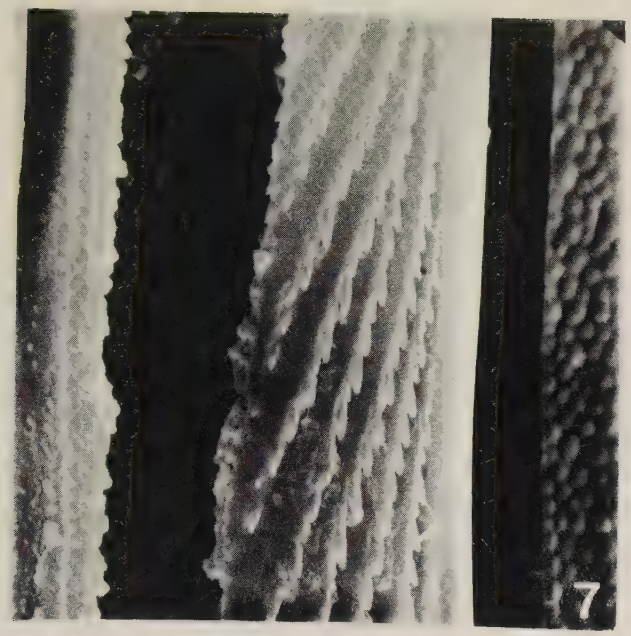
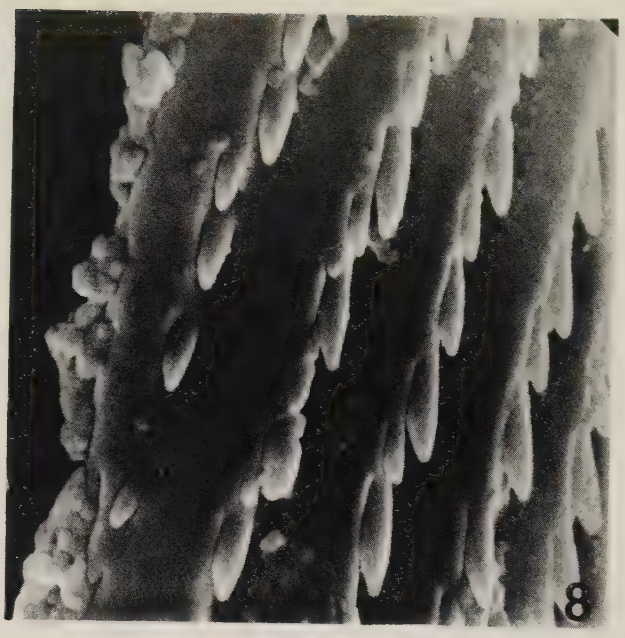
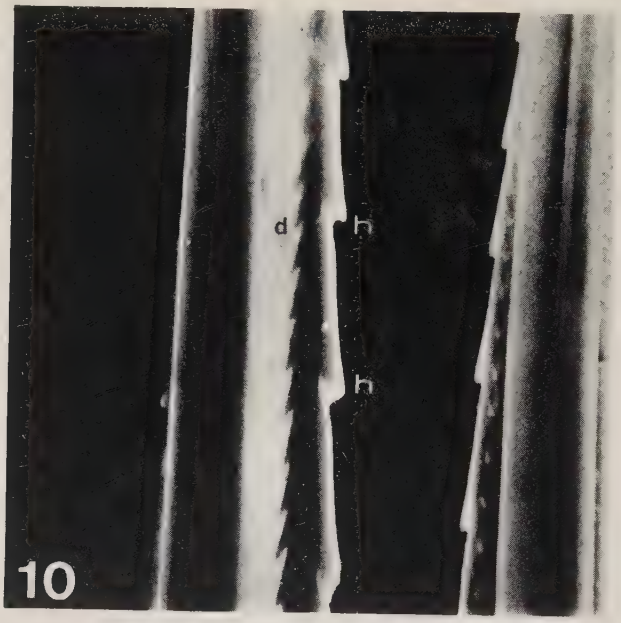


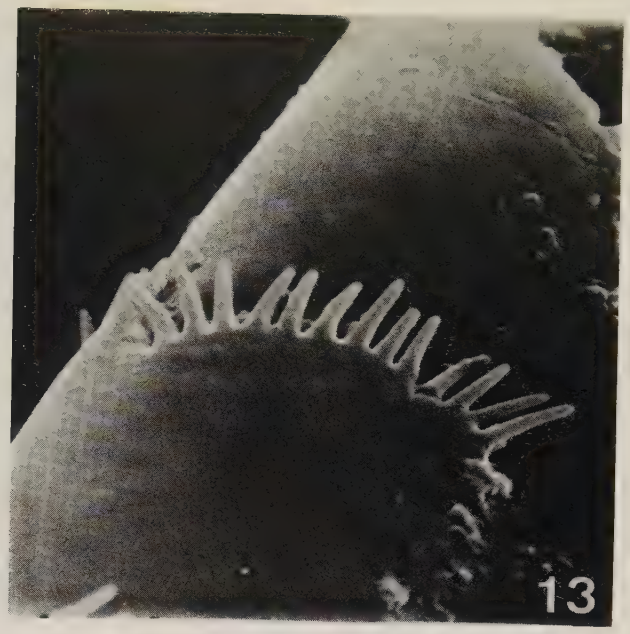
PLANCHE II





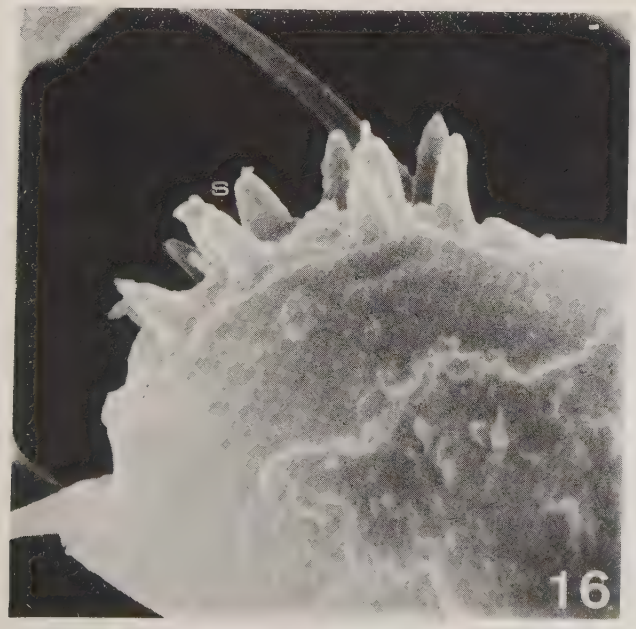


e
h
h
12


13

d
d
14

15

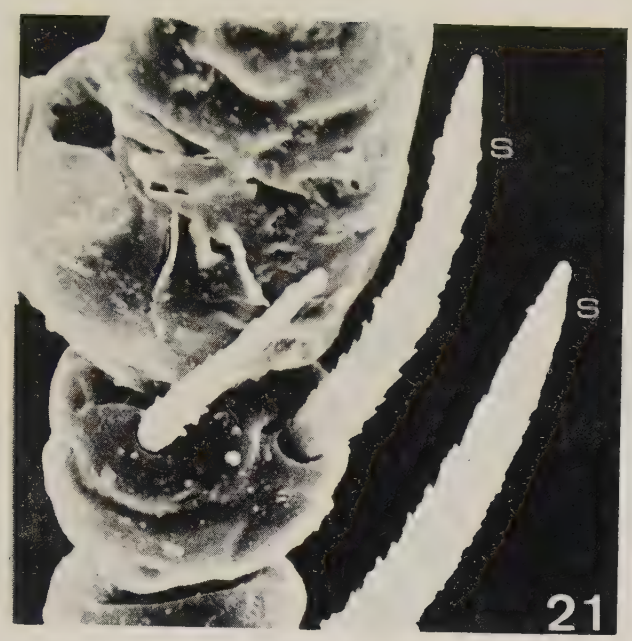

s
16

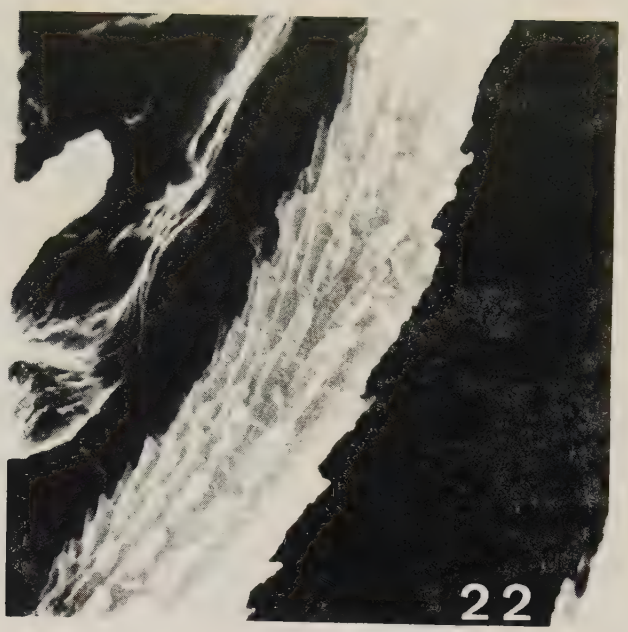
s
d
17

d
c.a
18

s
c.a
19

20

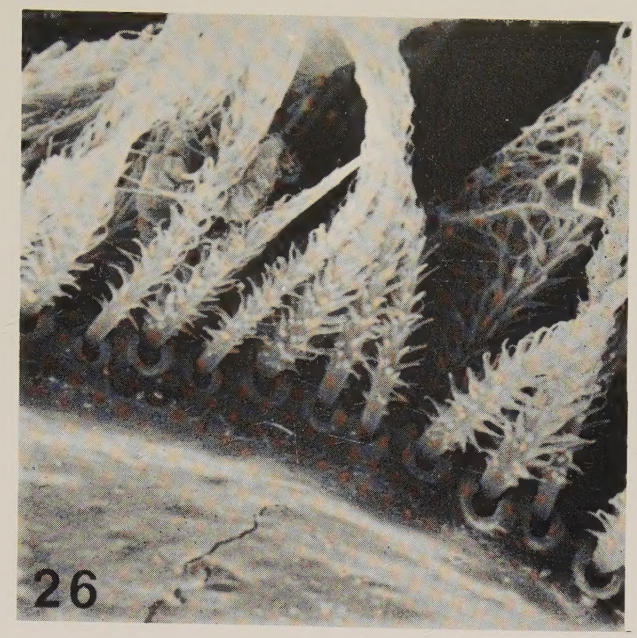

S
S
21


22

S
23

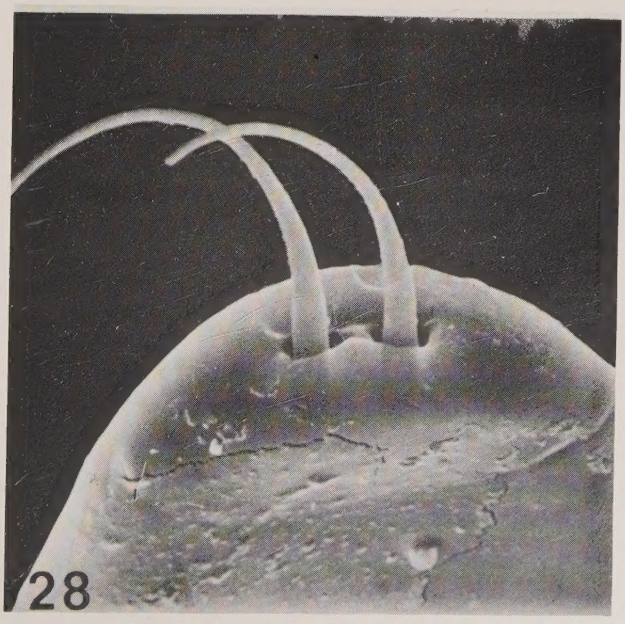
24

25



26

27



28